

**DIE LOKALISATION EINES RAUMPUNKTES BEI DER
OPTISCHEN NAHORIENTIERUNG DER HONIGBIENE
(APIS MELLIFERA) AN DER FUTTERSTELLE.**

INAUGURAL - DISSERTATION

zur
Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der
**PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH**

von
**MIRIAM LEHRER-ROSENBAUM
von ZÜRICH**

begutachtet von den Herren
Prof. Dr. R. Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich
und
Prof. Dr. F. Ruttner
Institut für Bienenkunde, Universität Frankfurt

**DIE LOKALISATION EINES RAUMPUNKTES BEI DER
OPTISCHEN NAHORIENTIERUNG DER HONIGBIENE
(APIS MELLIFERA) AN DER FUTTERSTELLE.**

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

**PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH**

von

**MIRIAM LEHRER-ROSENBAUM
von ZÜRICH**

begutachtet von den Herren

Prof. Dr. R. Wehner

Zoologisches Institut der Universität Zürich

und

Prof. Dr. F. Ruttner

Institut für Bienenkunde, Universität Frankfurt



In liebevollem Andenken dem Mann
gewidmet, der darin die Erfüllung
eines Herzenswunsches gesehen hätte:
Meinem verstorbenen Vater,
Benjamin Rosenbaum-Rom.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Herzlicher Dank gebührt

Herrn Prof. Dr. Rüdiger Wehner für die Vergabe des Themas,
die Leitung der Arbeit, die Ausführung der Filmaufnahmen
und für viele fruchtbare Diskussionen,

dem verstorbenen Prof. Dr. Eduard Batschelet für Beratung
in statistischen Fragen,

Herrn Robert Sulzer für die gewissenhafte Ausführung des
Baus der Versuchsanordnung,

Herrn Adam Rom für die Hilfe bei geometrischen Fragen,

Frau Liliane Riederer und Herrn Bruno Lanfranconi für die
Hilfe bei der Einzelbild-Analyse der Filmaufnahmen,

Herrn Christian Heller für die Durchsicht des Manuskripts
und die wertvolle Hilfe bei der Beseitigung grammatikalischer
Fehler,

Herrn Ernst Wirth und Herrn Robert Keller für das Anfertigen
der Abb. 1. A und der dreidimensionalen Säulendiagramme,

Fräulein Ruth Gassmann für die Herstellung der maschinenge-
schriebenen Fassung, und ganz besonders

Herrn Fritz Lees für die tatkräftige Hilfe bei der Betreuung
unserer Bienen.

INHALTSVERZEICHNIS

SS.

I. EINLEITUNG	11
II. MATERIAL UND VERSUCHSMETHODIK	16
1. Versuchstiere	16
2. Versuchsapparatur ("Multiporus")	17
3. Definition des nicht-frontalen Sehfelds	23
4. Dressur- und Testverfahren	24
4.1. Dressur	25
4.2. Tests	26
5. Optische Reizsituation	28
6. Versuchsserien	29
6.1. Null-Serien	29
6.2. Kontrastgrenzen-Serien	30
6.3. Zweistreifen-Serien	30
6.4. Einstreifen-Serien	31
6.5. Oligoporus	31
7. Testarten	32
7.1. Lerntests	32
7.2. Kontrolltests	32
7.3. Verfolgungstests	32
7.4. Zerlegungstests	33
7.5. Veränderung der Streifen-Breite	33
7.6. Veränderung der Streifen-Länge	33
7.7. Kontrastumpolung	33
8. Filmaufnahmen	34
III. AUSWERTUNGSMETHODEN	35
A. Die Entscheidungen der Bienen und ihre räumliche Verteilung	35
1. Die Entscheidungen der Bienen	35
1.1 Tipper	35
1.2 Setzer	36

1.3. Gewichtung	36
1.4. Definition der Parzellen und Bänder	36
1.5. Wahlhäufigkeiten	39
2. Die Verteilung	40
2.1. Das Normalverfahren	42
2.2. Das Proportionierungsverfahren	42
3. Einzelheiten der Auswertung	42
3.1. Testblätter	42
3.2. Lernkurven und Definition des Lernplateaus	43
3.3. Auswertung der einzelnen Testarten	45
3.4. Graphische Darstellungsmethoden und Hinweis auf Appendix I	46
B. Die Auswertung spezieller Daten	47
1. Suchzeiten	47
2. Testdauer	47
3. Austritte	48
4. Streuungsmasse	48
C. Auswertung der Filmaufnahmen	48
D. Teststatistik und Hinweis auf Appendix II	48
IV. ERGEBNISSE	50
1. Lernkurven	50
2. Nullserien (Dressuren ohne Marken)	52
2.1. Nullserien I+II	52
2.2. Nullserie III (Ein-Ort-Nullserie)	54
2.3. Nullserie IV	57
3. Markenserien, allgemeine Ergebnisse	59
3.1. Der Einfluss der Marken, Vergleich mit Nullserien	59
3.2. Die Bevorzugung des Markenbandes, Vergleich mit Kontrolltests	61
3.3. Resultate der Kontrolltests, Vergleich mit Nullserien und mit Lerntests	64
3.4. h_m , h_b und der Quotient h_m/h_b	66
3.5. Allgemeine Resultate der Verfolgungstests	72

4. Markenserien, spezielle Ergebnisse	75
4.1. Kontrastgrenzen-Serien	75
4.1.1. Lerntests	76
4.1.2. Kontrolltests	77
4.1.3. Verfolgungstests	78
4.1.4. Kontrastumpolung	79
4.2. Zweistreifen-Serien	81
4.2.1. Lerntests	81
4.2.2. Kontrolltests	83
4.2.3. Verfolgungstests	86
4.2.4. Zerlegungstests	90
4.2.5. Veränderung der Streifenbreite	94
4.3. Einstreifen-Serien	97
4.3.1. Lerntests	97
4.3.2. Kontrolltests	99
4.3.3. Verfolgungstests	100
4.3.4. Veränderung der Streifenbreite	102
4.3.5. Veränderung der Streifenlänge	108
5. Oligoporus	111
6. Vergleich zwischen dem "Normal-Auswertungungsverfahren" und dem "Proportio- nierungs-Verfahren"	118
7. Filmaufnahmen	127
7.1. Aufnahmen in Frontalansicht der Multiporus-Platte	127
7.2. Aufnahmen in Lateralansicht	131
8. Suchzeiten	133
9. Testdauer	133
10. Austritte	136
11. Streuungsmasse	137

V. DISKUSSION

1. Suchstrategie	140
2. Sehfeldspezifische Unterschiede bei der optischen Lokalisationsleistung	146
3. Retinaler Bildbergleich	152
4. Die Wirksamkeit nicht-positionsbezogener Reizparameter	157
5. Vorläufer des Multiporus	168

ZUSAMMENFASSUNG	172
-----------------	-----

ANHANG: Beweis für die Winkelgleichheit bezüglich der Streifenbreite bei Dressur- und Verfolgungssituation	174
--	-----

LITERATURVERZEICHNIS	179
----------------------	-----

APPENDIX I und APPENDIX II (Microfiches)

Einstecktasche vorletzte Umschlagseite

I. EINLEITUNG

Es mag erstaunen, dass beim Studium der Sehvorgänge von Insekten Leistungen des Formensehens lange Zeit vernachlässigt wurden. Spätestens seit Johannes MUELLER 1926 seine Ueberlegungen zur Mosaiktheorie des Formensehens mit Komplexaugen veröffentlicht hatte, wäre doch zu erwarten gewesen, dass sich Arbeiten zur visuellen Orientierung der Insekten bevorzugt dieser Thematik zuwenden. Das war nicht der Fall. Die Untersuchungen, für die sich die Honigbiene schon bald als bevorzugtes Versuchsobjekt erwiesen hatte, galten zunächst dem Farbsehen (von FRISCH 1914, KUEHN 1927, DAUMER 1956, MAZOKHIN-PORSHNIAKOV 1959, GOLDSMITH 1961, MENZEL 1967, von HELVERSEN 1972, LABHART 1974, NEUMEYER 1975). Dass man beim Farbsehen mit Komplexaugen nicht unmittelbar an grundlegende Unterschiede zum Farbsehen mit Einzellinsen-Augen denken muss, war vielleicht einer der Gründe für die Attraktivität dieses Forschungsgebiets. Ein weiterer Grund ist zweifellos in der Möglichkeit zu sehen, die beteiligten physikalischen Reizgrössen (Wellenlänge und Intensität) klar definieren zu können. Diese Vorzüge sind beim Studium des Formensehens, das eine grössere, keineswegs fest definierte Zahl von Reizparametern betrifft und einen wohl komplexeren Datenverarbeitungsmechanismus erfordert, nicht gegeben. Zudem nahm man lange Zeit an, dass sich das Formsehen der Insekten mit dem der Wirbeltieren nicht vergleichen lässt. Sein Studium schien daher zu einer allgemeinen Sehphysiologie wenig beizutragen und weckte deshalb nur das Interesse einzelner Liebhaber.

Konkrete Ideen zum Formsehen der Biene wurden erst in den dreissiger Jahren entwickelt. Nach diesen in erster Linie auf WOLF (1933, 1935) zurückgehenden Vorstellungen lag der einzige für die Formunterscheidung relevante Reizparameter im quantitativen Wert der am Ommatidienraster erzeugten Frequenzen an Hell-Dunkel-Wechseln (HERTZ 1929, 1930, 1931, ZERRAHN 1933).

Diese "Flickerfrequenztheorie" stand ganz im Lichte der damals aktuellen Reflex- und Taxiskonzepte, indem sie das Formensehen der Insekten als eine "Zwangszuwendung" auf konturenreiche Musterelemente interpretierte. Diese Vorstellung konnte sich lange halten: Noch 1968 hat sie SCHNETTER aufgegriffen und quantitativ zu belegen versucht. Auch Karl von FRISCH wies in seiner zusammenfassenden Darstellung der visuellen Raumorientierung der Biene (1965, S. 494) auf "das mit dem unseren nicht vergleichbare Verhalten der Bienen gegenüber Formen" hin und betonte, dass die Bienen, wie alle fliegenden Insekten, Formen während des Fluges, d.h. in Bewegung sehen, weshalb "nicht so sehr das örtliche Nebeneinander, sondern das ständig sich ändernde Muster von Intensitätswechseln zur Geltung kommt".

Schon früh (HERTZ 1933) zeigte sich jedoch, dass die Flickerfrequenztheorie allein das Musterunterscheidungsvermögen der Bienen nicht vollständig erklären kann. Andere Mustereigenschaften, wie eine im Sinne der Gestaltstheorie verstandene Musterqualität (HERTZ 1933), räumliche Anordnung der Musterelemente (WEHNER und LINDAUER 1966, WEHNER 1968, 1969, CRUSE 1972, 1974), Kantenrichtung (JANDER 1968) und Spitzenwinkel (lokale Konturendichte, von WEIZSAECKER 1970, ANDERSON 1977c) erwiesen sich als reizwirksame Parameter. Zur Auffassung des Formensehens als Invariantenbildung bestimmten figuralen Mustereigenschaften gegenüber (MAZOKHIN-PORSHNIAKOV und VISHNEVSKAYA 1969, WEHNER 1979) trugen diese Befunde jedoch nicht viel bei. Dass auch die Vertebraten-Sehphysiologie trotz grossen experimentellen und konzeptionellen Aufwands hier nicht weiter gekommen ist, mag die Komplexität des Problems veranschaulichen. Doch gerade beim Studium des Formensehens der Insekten, die ja über starr programmierte, stereotype Verhaltensmuster verfügen, erhebt sich die Frage, ob die Ursache dieser Schwierigkeiten nicht in der oftmals unbiologischen Art der Problemstellung liegt. Bei vielen Versuchen ist nicht klar

ersichtlich, welche Situation im realen Leben eines Insekts die gewählte Versuchsanordnung zu simulieren versucht. Die von vielen einzelnen Autoren beschriebenen visuellen Reiztypen stehen möglicherweise im natürlichen Verhalten des Insekts in ganz unterschiedlichem Kontext. Von der erstaunlichen Fähigkeit der Biene, auch solche optischen Reize bei der Raumorientierung verwenden zu lernen, die für sie biologisch nicht relevant sind, sollte deshalb bei gewissen Fragestellungen weniger Gebrauch als bisher gemacht werden. Daher ist es Ziel der vorliegenden Arbeit, an frühere Befunde (WEHNER 1972b) anknüpfend, eine biologisch gut charakterisierte Orientierungsreaktion zu untersuchen: Die visuelle Lokalisation eines Zielpunkts im Raum.

Mit Hilfe einer neuen, von WEHNER und LINDAUER (1966) entwickelten Versuchsanordnung wurde es möglich, eine achsenkonstante Projektion des gebotenen optischen Musters auf das Ommatidienraster zu gewährleisten. Die mit dieser Versuchsanordnung gefundenen Leistungen der Musterunterscheidung (WEHNER 1967, 1968, 1971, 1972a, 1972b, 1973, 1975, WEHNER und OTT 1972, JENNI 1972) waren nur verständlich, wenn man bei jedem Anflug der Biene konstante Projektion des Musters auf das Ommatidienraster postulierte. Die Biene musste demnach vor dem Zentrum der Musterscheibe, das durch die Einflugsöffnung charakterisiert war, eine typische Fixierreaktion ausführen und dabei alle translatorischen und rotatorischen Bewegungskomponenten auf konstante Werte einstellen. Später gelang es, diese Fixierreaktion anhand von Filmaufnahmen anfliegender Bienen und Unterscheidungsleistungen von Bienen mit teillackierten Augen direkt nachzuweisen (FLATT 1976, WEHNER und FLATT 1977).

Diese Ergebnisse forderten das Thema der vorliegenden Arbeit geradezu heraus, nämlich die Bedeutung verschiedener Sehfeldregionen für die visuelle Raumorientierung zu prüfen.

Bereits anatomische Befunde zeigen, dass die verschiedenen Augenregionen unterschiedlich organisiert sind. So finden sich Unterschiede in der Grösse der Divergenzwinkel benachbarter Ommatidien zwischen Längs- und Querachse und zwischen verschiedenen Augenbereichen des Bienenauges (BAUMGAERTNER 1928, del PORTILLO 1936, EDRICH und von HELVERSEN 1976), Unterschiede in der Verteilung der Blau- und Grünrezeptoren zwischen dem dorsalen und dem ventralen Augenbereich (GRIBAKIN 1967b, 1972, AUTRUM und ZWEHL 1964), feinstrukturelle anatomische Unterschiede in der Form der Rhabdomerquerschnitte zwischen dem dorsalen und dem ventralen Augenbereich (GRUNDLER 1974, SOMMER 1979) sowie weitere anatomische und physikalische Spezialisierungen im dorsalen Randbereich des Bienenauges (SCHINZ 1975, WEHNER, BERNARD und GEIGER 1975, SOMMER 1979, LABHART und MEYER 1980, LABHART in Vorb., MEYER und WEHNER in Vorb., WEHNER in Druck). Regionale anatomische Spezialisierungen des Komplexauges wurden auch bei anderen Arthropoden gefunden (Beispiele siehe Kapitel 2 der Diskussion). Freilich können die gefundenen peripher gelegenen anatomischen Unterschiede lediglich einen Hinweis für mögliche funktionelle Spezialisierungen liefern. Erst die Verhaltensanalyse kann darüber Auskunft geben, welche funktionellen Konsequenzen mit solchen anatomischen Regionalisierungen korreliert sind.

Die funktionelle Inhomogenität des Bienenauges wurde mit verhaltensanalytischen Methoden bereits unter verschiedenen Gesichtspunkten untersucht: Zum Beispiel bezüglich der Perception des linear polarisierten Lichts (von FRISCH, LINDAUER und DAUMER 1960, ZOLOTOV und FRANTSEVICH 1973), des Farbensehens (LABHART 1973, FRISCHKNECHT 1975) und auch gewisser Leistungen des Formensehens im frontalen Sehfeld (WEHNER 1972b, WEHNER und OTT 1972, JENNY 1972, FLATT 1976, LEHRER 1977). Die vorliegende Arbeit befasst sich nun in einem allgemeineren Rahmen mit der Fähigkeit der Bienen, in verschiedenen Sehfeldregionen gebotene visuelle Marken zur Lokalisation eines Raumpunktes zu verwenden - einer Fähigkeit, von der die

Biene unter natürlichen Umständen dauernd Gebrauch machen muss. Um die Marken auch auf die dorsalen, lateralen und ventralen Sehfeldbereiche projizieren zu können, wurde eine neue experimentelle Anordnung entwickelt, bei der sich die Untersuchung nicht auf das frontale Sehfeld zu beschränken braucht. In diesem annähernd holoptischen Panorama wird den Bienen die Aufgabe gestellt, ihren Zielpunkt, der frontal liegt und durch die Einflugsöffnung charakterisiert ist, anhand von visuellen Marken zu lokalisieren, die während des Fixieraktes in verschiedenen nicht-frontalen Sehfeldpositionen geboten werden.

II. MATERIAL UND VERSUCHSMETHODIK

1. Versuchstiere

Die Versuche wurden mit den am Zoologischen Institut der Universität Zürich gehaltenen Honigbienen (*Apis mellifera mellifera*) im Sommer 1977 und 1978 durchgeführt. In der Nähe der Versuchsanordnung, etwa 60m vom Bienenhaus entfernt, befand sich eine Dauerfütterstelle, die während der gesamten Versuchsperiode von einer Bienenschar ("Zugsbienen") besucht wurde. Die Grösse dieser Bienenschar liess sich über die Konzentration der gebotenen Saccharoselösung regulieren. Die für die Versuche benötigten Bienen wurden von der Dauerfütterstelle aus an die Apparatur dressiert. Hier wurden sie nach dem üblichen Code (siehe von FRISCH 1965, S.15) mit in Schellack aufgeschwemmten Farbpulvern am Thorax und Abdomen individuell markiert. An jeder Versuchsserie nahmen 3 - 4, nie mehr als 5 Bienen teil.

Die Errichtung einer Dauerfütterstelle bot mehrere Vorteile. Da sich auf diese Weise stets Neulinge in der Nähe der Apparatur befanden, mussten sie nicht für jeden Versuch vom Bienenhaus neu herandressiert werden. Damit wurde erstens die Prozedur der Ortsdressur wesentlich verkürzt und zweitens eine genaue Abstimmung der Bienenzahl auf den jeweiligen Versuch ermöglicht. Drittens diente die Futterstelle als Abfangplatz für Neulinge, die während der Versuche unvermeidlicherweise von tanzenden Bienen im Stock angeworben wurden. Sie fanden die Futterstelle wesentlich schneller als die Apparatur, so dass sie den Ablauf der Versuche fast nie störten. Die an den Versuchen teilnehmenden Bienen bevorzugten immer die Versuchsanordnung, weil hier eine viel höhere Konzentration der Saccharoselösung geboten wurde. Ein weiterer Vorteil bestand darin, dass dressierte Bienen nicht verloren gingen, wenn gerade keine Versuche durchgeführt wurden: Diese Bienen begaben sich dann nämlich nicht auf die Suche nach neuen, möglicherweise weit entfernten Futterquellen, sondern

besuchten in der Zwischenzeit die ihnen bekannte, nahe bei der Apparatur gelegene Futterstelle, die den ganzen Tag über unterhalten wurde. Sie waren sofort wieder zur Stelle, wenn die Apparatur erneut in Betrieb genommen wurde.

2. Versuchsanordnung ("Multiporus")

Die Apparatur (Abb.1.A und B) besteht aus einer horizontalen Tischplatte, die auf einem Metallsockel drehbar montiert ist.

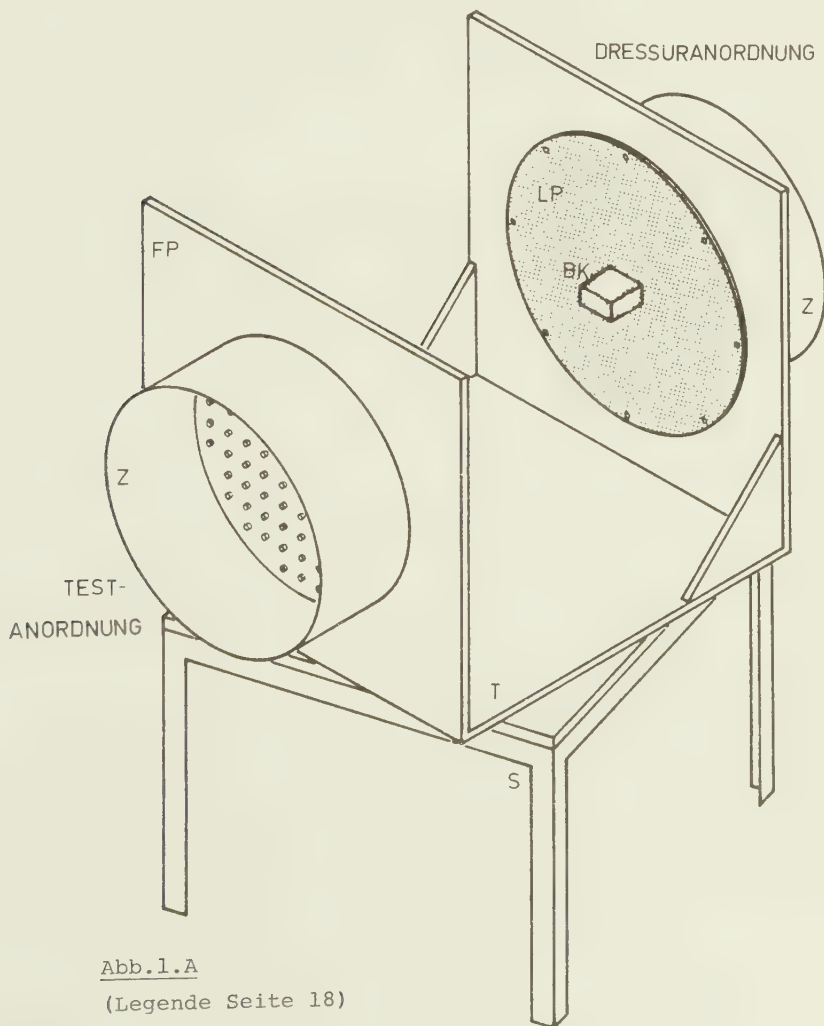


Abb.1.A

(Legende Seite 18)

Abb.1.A: Die Versuchsanordnung ("Multiporus"), Uebersichtsdarstellung: Die Tischplatte (T), die die beiden vertikalen Frontplatten (FP) trägt, lässt sich auf dem Sockel (S) um 360° drehen. Die zwei Löcherplatten (LP) decken jeweils ein in der Frontplatte ausgespartes rundes Fenster von 64cm Durchmesser von hinten ab. Nach vorne ist ihnen ein opaker Plexiglas-Zylinder (Z) vorgelagert. In jedem der 89 Löcher jeder Löcherplatte steckt ein kurzes Plexiglasröhrchen (Innendurchmesser 18mm). Die in der Abbildung von hinten gezeigte Löcherplatte dient der Dressur: Der Belohnungskasten (BK) ist durch das mittlere Loch dieser Platte zu erreichen. Alle anderen Löcher sind mit schwarzem Photokarton von hinten lichtdicht abgeschlossen. Die gegenüberliegende Seite dient ausschliesslich den Tests. Hier sind alle Löcher von hinten auf gleiche Weise verschlossen.

Auf diese sind zwei sich parallel gegenüberstehende Holzplatten in vertikaler Lage befestigt. Wenn der Tisch gedreht wird, drehen sich die vertikalen Platten mit. Jede dieser Platten enthält in zentrierter Lage ein rundes Fenster von 64cm Durchmesser, in das ein 30cm weit nach aussen ragender Plexiglaszylinder von gleichem Durchmesser eingepasst ist. Die Plexiglaszylinder wurden vor der Montage mit einem Sandstrahlgebläse behandelt, so dass sie als lichtdurchlässige Mattscheiben wirkten.

Auf der Rückseite der beiden vertikalen Platten wird das ausgesparte Fenster mit einer kreisrunden Holzplatte abgedeckt. Diese Platte enthält 89 Löcher, die der Apparatur den Namen "Multiporus" eintrugen. Die Löcher sind in Abständen von 50mm (von Zentrum zu Zentrum gemessen) in 11 Reihen und 11 Zeilen über die kreisrunde Platte verteilt (Abb.2). Ihr Durchmesser beträgt 20mm. In jedem Loch steckt ein kurzes Plexiglasröhrchen, das 2mm aus der Front der Löcherplatte hervorragt (siehe Abb.1.B). Am oberen Rand des Röhrchens ist jedes Loch mittels einer kleinen Papieretikette (in Abb.2 nicht sichtbar)

zwecks Protokollführung numeriert. Das Numerierungsprinzip kann der Abb.2 entnommen werden.

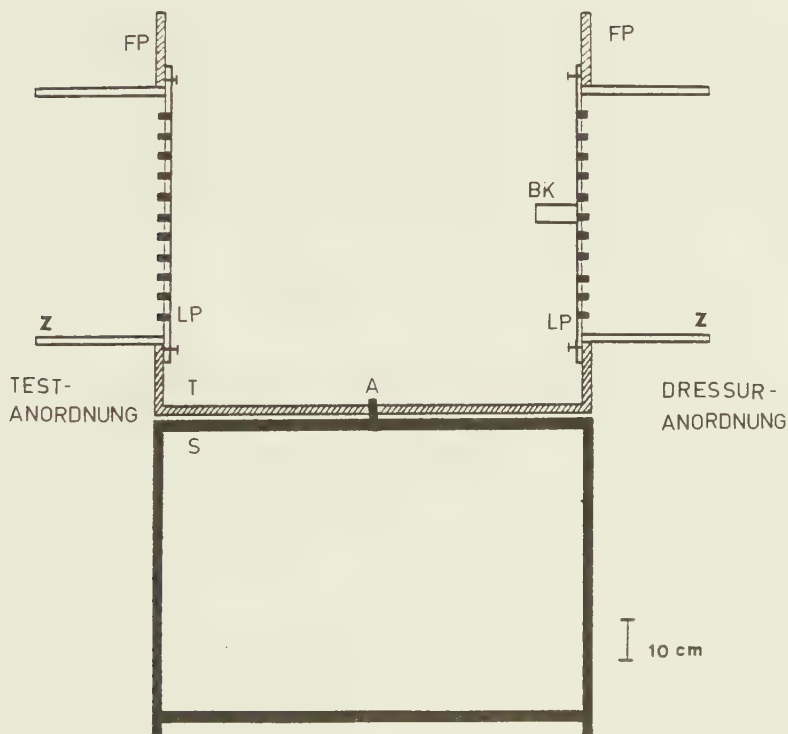


Abb.1.B : Medianer Längsschnitt durch die Versuchsapparatur:

T = Tischplatte; weiss gestrichen, um die Mittelachse A drehbar

FP = Frontplatte mit Fenster; Holz, weiss gestrichen

LP = Lächerplatte mit 89 Löchern, hinter das Fenster montiert; Holz, vorne weiss gestrichen, jedes Loch mit einem kurzen Plexiglasröhrchen versehen

Z = Opaker Plexiglaszylinder als Vorbau

BK = Belohnungskästchen aus lichtundurchlässigem Plexiglas auf der Dressurseite, für die Bienen vom mittleren Loch aus zu erreichen

S = Sockel; Metall

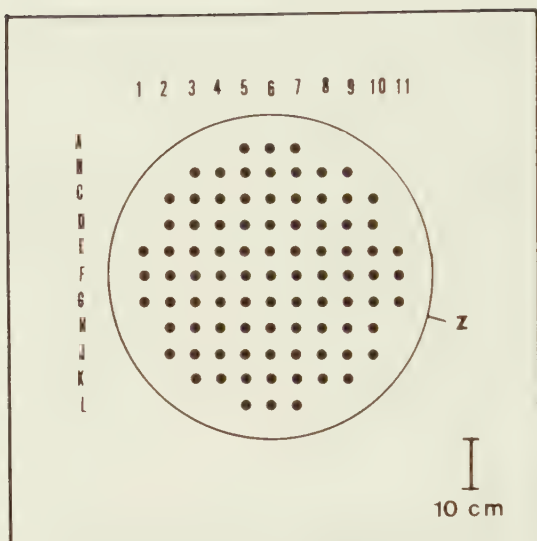


Abb.2: Frontalansicht der Multiporus-Platte (Zylinderrand Z angedeutet) und das Numerierungsprinzip der einzelnen Löcher.

Die Löcherplatten können mittels entsprechend angeordneter Schrauben in Abständen von $22,5^\circ$ in Bezug auf die Achse, die in horizontaler Richtung durch das mittlere Loch F6 verläuft, in verschiedenen Positionen auf den vertikalen Platten montiert werden. Damit lässt sich die räumliche Ausrichtung der Löcherreihen verändern (Abb.3).

Die Drehbarkeit der ganzen Apparatur um die Hochachse (Tischmittelachse) und die Drehbarkeit der Löcherplatten um deren Zentren sind zwei voneinander unabhängige Massnahmen. Der Zweck der ersten wird im Abschnitt II.4, der der zweiten im Abschnitt III.A.1.4 erläutert.

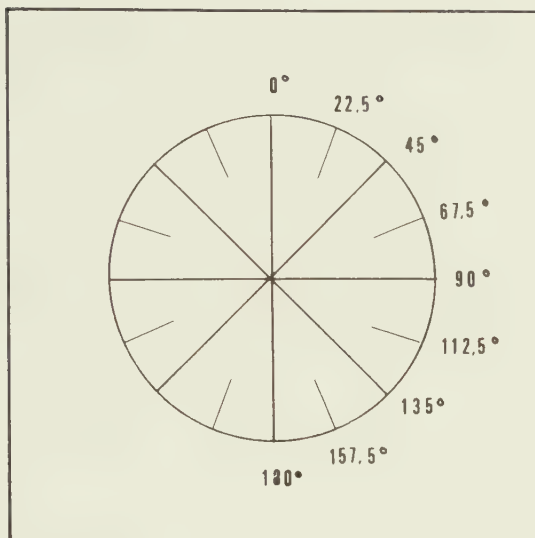


Abb.3: Möglichkeiten, die räumliche Ausrichtung der Löcherreihen zu verändern. Die Richtung der Striche symbolisiert den Verlauf der Löcherreihe 6 bzw. F (siehe Abb.2).

Alle Löcher sind mit einer Ausnahme auf der Rückseite der Löcherplatten mit schwarzem Photokarton dicht abgeschlossen. Die Bienen können in jedem Loch landen und auch hineinkriechen, aber sie kommen dabei nicht weiter als bis zur Kartonbarriere. Als einziges Loch mündet F6 (Zentralposition) in eine Futterstelle. Diese befindet sich in einem kleinen, hinter der Löcherplatte montierten, lichtdichten Kasten ("Belohnungskasten", siehe Abb.1). Der Eingang zum belohnten Loch ist so getarnt, dass die Bienen es rein optisch von den anderen Löchern nicht unterscheiden können: Auch dieses Loch ist hinter der Platte mit einem kleinen schwarzen Kartenviereck abgedeckt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den

übrigen "Poren" steht es jedoch ein wenig schräg, so dass den Bienen der Zugang zur Futterstelle möglich ist. Die Bienen lernen erstaunlich rasch, um dieses Hindernis herum zu laufen und die dahinter versteckte Saugvorrichtung zu finden.

Viel schwieriger gestaltete sich für die Bienen dagegen die Aufgabe, unter den vielen Löchern das richtige zu finden. Zumindest an dieser Stelle sollen die Ausdauer und die Hartnäckigkeit, mit denen sich die Bienen an diese Aufgabe machten, erwähnt werden. Ohne die Ortsstetigkeit und Beharrlichkeit der futtersuchenden Bienen hätte die Versuchsanordnung nie funktioniert. Gerade die Parameter, die die Ortstreue bestimmen, galt es ja im Verlaufe der Arbeit abzuklären.

Der Multiporus stand im Freien im Garten des Zoologischen Instituts (Universität Zentrum). Sein Standort wurde so gewählt, dass er im Frühling und im Frühsommer nur während kurzer Zeit (in der dann die Versuche unterbrochen wurden), im Hoch- und Spätsommer aber überhaupt nie direkter Sonnenbestrahlung ausgesetzt war. Dadurch kam es im Inneren der Zylinder nie zu krassen Asymmetrien der Belichtungsverhältnisse (Belichtungsmessungen wurden zu verschiedenen Tageszeiten und in verschiedenen Positionen kontrollmässig mit einem Belichtungsmesser, Typ Lunasix, Gossen, durchgeführt; siehe App.I.C). Ausserdem wurden auf diese Weise Schattenmuster vermieden, die als Hilfsmarken hätten dienen können. Als Orientierungshilfe sollten den Bienen allein solche Marken dienen, die im Inneren des Zylinders und somit im nicht-frontalen Sehfeld geboten werden konnten.

3. Definition des nicht-frontalen Sehfelds

Abb.4 demonstriert, was hier unter "nicht-frontalem" Sehfeld verstanden werden soll. Mit diesem Begriff sind alle Augenbereiche gemeint, die von der Zylinderinnenwand beim Schweben der Bienen innerhalb des Zylinders erfasst werden. Unter der Annahme eines Abstands von 1cm zwischen Biene und Rohröffnung am Entscheidungspunkt (FLATT 1976) wurde die Winkelausdehnung des Plexiglaszylinders berechnet. Man kann die Verhältnisse für jede Ebene darstellen, die den Zylinder entlang seiner mittleren Achse in horizontaler Richtung

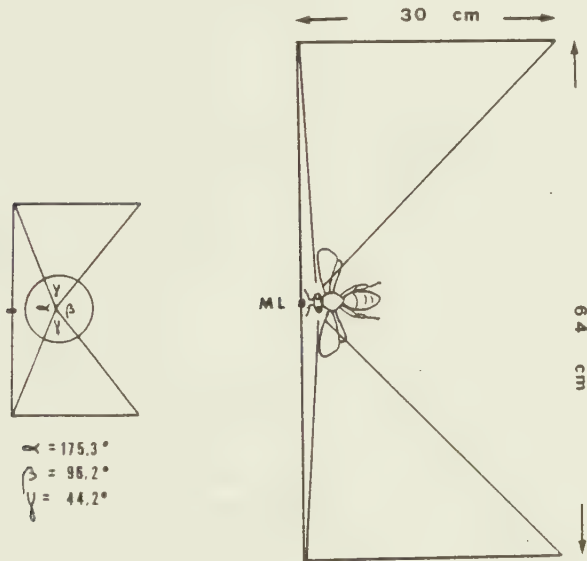


Abb.4: Definition des nicht-frontalen Sehfelds (siehe Text). Biene stark vergrößert gezeichnet. Im Schema links sind die berechneten Winkel (nicht massstabgerecht) angegeben. Die Angaben gelten in jeder Ebene, die durch das mittlere Loch (ML) verläuft und damit den Zylinder halbiert.

halbiert und durch das Belohnungsloch verläuft. Man kann sich die Biene dann von jeder beliebigen Richtung her gesehen vorstellen, ohne dass sich dabei die dargestellten Verhältnisse verändern. Das frontale Sehfeld (siehe Diskussion) und einige wenige Ommatidienreihen, die extrem posterior liegen, sind nicht mehr auf den Zylinder gerichtet.

Unter der Voraussetzung, dass die Bienen auch am Multiporus Achsenkonstanz einhalten (WEHNER und FLATT 1977), bekommt die Biene beim Anflug an die zentrale Lochposition frontal immer das gleiche Bild zu sehen: Die unverändert bleibende Löcherplatte des Multiporus (Abb.2). Sollte die Biene an diesem Bild optische Anhaltspunkte finden, die ihr als Orientierungshilfe dienen könnten, wäre das Ausmass dieser Orientierungshilfe bei allen Versuchen gleich gross (Ausnahme siehe IV.5). Sollten verschiedene im nicht-frontalen Sehfeld gebotenen Marken zu verschiedenen guten Orientierungsleistungen führen, kann diese Leistung nicht aufgrund der Bildwahrnehmung im frontalen Sehfeld zustande gekommen sein.

4. Dressur- und Testverfahren

Nur eine Seite des Multiporus, nämlich diejenige, die mit dem Belohnungskasten ausgestattet war (Abb.1), diente der Dressur. Die kritischen Tests wurden auf der anderen Seite durchgeführt. Hier wurde nie belohnt. Alle Löcher (auch das Loch F6) blieben immer verschlossen. Dressur- und Testseite konnten mittels Drehung der Tischplatte um 180° leicht gegeneinander ausgetauscht werden, so dass die Bienen aus der Position der Apparatur nicht auf einen Test schliessen konnten. Nur eine der beiden Seiten war jeweils in Betrieb. Die andere (Testseite während der Dressur und Dressurseite während des Tests) wurde mit einem schwarzen Tuch zugedeckt. Die strenge Trennung zwischen Test- und Dressursituation diente dazu, den Einfluss

von Duftmarken auszuschliessen: Das belohnte Loch auf der Dressurseite wird von den Bienen mit Sterzelduft markiert, während beim unbelohnten Suchverhalten (Test) niemals gesterzelt wird. (Siehe dazu "Dufttest", App.II Seite 67, im Vergleich zu den Ergebnissen in Abb.33.C, Seite 84.)

Die Drehbarkeit der Apparatur ermöglichte ausser dem Austauschen von Test- und Dressurseite auch das Variieren der Positionen, in denen die jeweils verwendete Löcherplatte in Bezug auf ihre Umgebung den Bienen geboten werden sollte. Diese Massnahme diente dazu, sowohl während der Dressur wie auch während den Tests den Einfluss von visuellen Marken aus der Umgebung der Apparatur auszuschliessen.

4.1. Dressur

Für jede neue Versuchserie (Definition siehe II.6) wurden neue Bienen von der Dauerfutterstelle (siehe II.1) an die Position F6 dressiert. Diese Ortsdressur, die in sehr kleinen Schritten erfolgen musste, gelang innerhalb von 2 bis 4 Stunden, da die Entfernung zwischen Futterstelle und Apparatur nur ca. 3m betrug. Die Markierung der Bienen wurde vor F6 auf einer Kartonschachtel im Inneren des Zylinders durchgeführt. (Aus technischen Gründen konnte die Markierung nicht im Inneren des Belohnungskastens vorgenommen werden.) Sobald alle Bienen der neuen Gruppe gelernt hatten, in das Rohrstück F6 hineinzukriechen und damit den Belohnungskasten zu erreichen, wurde die Kartonschachtel entfernt und die Dressurmarke (siehe II.5) geboten. Von diesem Zeitpunkt an wurde jeder belohnte Besuch (=Lernakt) einer jeder Biene protokolliert. Notiert wurden die Nummer der Biene, die Zeit (auf Minuten genau) und die Position der Apparatur. Letztere wurde ständig variiert (zu Beginn der Dressur in Abständen von ca. 3 Flügen, später etwas weniger häufig, siehe II.4). Ausserdem wurde - wenn immer möglich - die Zeit gestoppt, die jede Biene benötigte,

um das Einflugloch F6 zu finden. Als Startsignal für dieses Stoppen diente nicht das Erscheinen der Biene im Zylinder, sondern der eigentliche Beginn des Suchverhaltens (Ab-rasterung der Löcherplatte). Die Stoppuhr wurde angehalten, sobald die beobachtete Biene im Loch F6 verschwand.

4.2. Tests

Mit den kritischen Tests wurde bereits nach 4 - 6 Lernakten begonnen. Vor jedem Test wurden alle Bienen bis auf die zu testende im Belohnungskasten oder in kleinen Käfigen eingeschlossen. Der Multiporus wurde daraufhin um 180° gedreht und die Testanordnung abgedeckt. Die zum Test erscheinende Biene fand die Löcherplatte an der gleichen Stelle vor, wo sie sie beim letzten Besuch verlassen hatte.

Die Einzelhaft der am Versuch nicht beteiligten Bienen wurde möglichst kurz gehalten. Sie beeinflusste weder das Suchverhalten noch die Besuchsfrequenz der Versuchstiere. Auch bei tagelang dauernden Versuchsreihen liessen sich die Bienen immer wieder einsperren und kamen immer wieder zur Belohnung und zum Test. Allerdings musste bei kalter Witterung mit verlängerter Abwesenheit der zuvor eingeschlossenen Bienen gerechnet werden, so dass es sich an kalten Tagen besonders mühsam gestaltete, jede Biene planmässig zu belohnen und zu testen.

Das Suchverhalten der Bienen an der Testseite unterschied sich von dem an der Dressurseite in keiner Weise. Im Gegensatz zur Dressursituation endete es natürlich nicht mit dem Verschwinden der Biene im Röhrchen F6, da in der Testsituation alle Löcher verschlossen blieben. Folglich mussten die Bienen auch dann mit dem Suchen fortfahren, wenn es ihnen gelang, die richtige Position zu lokalisieren.

Während dieses Suchens wurden die Entscheidungen der Bienen (siehe III.A) protokolliert. Die Nummer jedes Loches, auf das die getestete Biene tippte oder in dem sie landete, wurde notiert. Ausserdem wurde jede Unterbrechung des Suchverhaltens, die sich in "ziellosem Herumfliegen" manifestierte, und jedes Verlassen der Apparatur während des Tests ("Austritt" aus dem Mattscheibenzylinder) protokolliert. Die effektive Testdauer (d.h. die Zeiten zwischen jedem Suchbeginn und jedem Austritt im Verlauf des Tests) wurde gestoppt.

Der Test wurde abgebrochen, wenn die getestete Biene länger als 15 sec nach dem letzten Ausflug aus dem Zylinder dem Test fernblieb. Dieser Austritt wurde dazu benutzt, die Apparatur um 180^0 zu drehen und alle während des Tests eingesperrten Bienen aus der Einzelhaft zu entlassen. Die getestete Biene erschien meist bald darauf und wurde belohnt. Manchmal flog sie zuerst zum Stock zurück und erschien nach wenigen Minuten wieder an der Apparatur. Die gefangen gehaltenen Bienen flogen ausnahmslos zuerst zum Stock. Sie besuchten den Multiporus jedoch bald wieder in regelmässigen Zeitabständen.

Die Testdauer richtete sich demnach weitgehend nach der Motivation der Bienen. Im Durchschnitt aller durchgeführten Tests betrug die Testdauer 117,9sec. Mit einer Standardabweichung $SA = 43,1\text{sec}$ war sie allerdings grossen Schwankungen unterworfen (siehe dazu IV.9).

Zwischen den einzelnen Tests wurden die Bienen 3 - 4mal an der Dressurseite belohnt. Anhand der protokollierten Besuchsfrequenzen der individuellen Bienen war es leicht möglich, dafür zu sorgen, dass alle Bienen etwa gleich oft getestet werden konnten.

5. Optische Reizsituation

Die aus schwarzem Photokarton gefertigten Marken wurden an der Innenseite der Zylinder geboten (siehe II.3). Je nach Fragestellung variierten sie in Dimension und Position. Bei der schematischen Bezeichnung der Markenkonstellationen ist der Zylinder mit der Marke bei Ansicht von vorne im Querschnitt zu denken. Abb. 5 zeigt ein Beispiel. Ein Längsschnitt-Schema erübrigt sich, da die Länge der Marken (mit einer Ausnahme, siehe II.7.6) der Tiefe der Zylinder entspricht. Den Symbolen kann sowohl die Breite der Marken als auch deren Lage im Zylinder entnommen werden.

Die Lage der Marke im Zylinder wird im folgenden als "Sehfeldposition" bezeichnet. Die Definition der verschiedenen Sehfeldpositionen entspricht der in der Abb. 3 dargestellten Einteilung, wobei aber nicht Positionen auf der Löcherplatte, sondern solche auf dem senkrecht dazu stehenden Zylinder gemeint sind. Eine Marke in Sehfeldposition $67,5^\circ$, wie sie als Beispiel in der Abb. 5 dargestellt ist, beginnt am Rande des Zylinders bei Position $67,5^\circ$ und verläuft dann senkrecht zur Löcherplatte im Inneren des Zylinders in horizontaler Richtung.

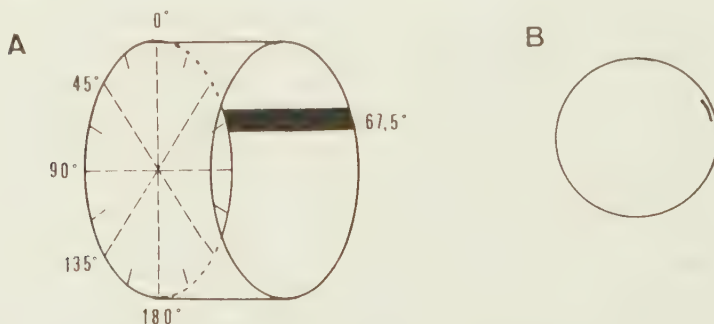


Abb.5: Definition der Sehfeldposition (A) und symbolische Darstellung der Marke (B) anhand eines Beispiels (Marke in Sehfeldposition $67,5^\circ$, Streifen 8cm breit). In B ist die Situation A schematisch wiedergegeben. Siehe auch Abb.3.

In Fällen, wo die Marke nicht eine einzelne Kontrastlinie, sondern ein durch zwei Kontrastlinien begrenzter Streifen ist (wie in der Abb.5), betrifft die Angabe der Sehfeldposition die Mittelachse und nicht den oberen bzw. den unteren Rand des Streifens. Bei Doppelmarken (siehe IV.6.2 und IV.6.3) werden beide Sehfeldpositionen angegeben.

In Abhängigkeit davon, ob eine bestimmte Marke bei der Dressur oder beim Test verwendet worden ist, wird im folgenden von "Dressurmarken" bzw. von "Testmarken" die Rede sein. Die Dressurmarken variierten je Dressur, sie blieben aber bei jeder Versuchsserie (siehe II.6) von Anfang bis zum Ende konstant (Ausnahme siehe V.1). Bei den Tests wurden jedoch nicht nur die Dressurmarken, sondern auch Variationen derselben geboten. Die Einteilung nach "Testarten" (II.7) soll die Uebersicht erleichtern. Die Fragestellungen, die dieser Einteilung zugrunde liegen, werden im Kapitel IV (Ergebnisse) genannt.

6. Versuchsserien

Eine Dressur und alle zugehörigen Tests und Testarten werden im folgenden als "Versuchsserie" bezeichnet. Da bei jeder Dressur nur eine Dressurmarke, aber mehrere Testmarken verwendet wurden, bezieht sich die Benennung der einzelnen Serien auf die jeweils verwendete Dressurmarke.

Die folgende Einteilung der Versuchsserien in fünf Gruppen (6.1 - 6.5) liegt der Arbeit durchgängig zugrunde. Sie soll freilich nicht den Eindruck erwecken, als entsprächen ihr fünf getrennte Fragestellungen.

6.1. Nullserien

Bei diesen Dressuren wurde an der Zylinderinnenwand überhaupt

keine Marke geboten. Eine mögliche Orientierungshilfe könnte allein in der geometrischen Anordnung der Löcher und/oder in Hilfsmarken ausserhalb der Apparatur liegen. Die beiden Möglichkeiten wurden getrennt untersucht.

6.2. Kontrastgrenzen-Serien

Als Dressurmarken dienten bei diesen Serien zwei einander gegenüberliegende Umpolungen der schwarz-weiss Bereiche (Abb. 6). Bei der einen Serie wurden die beiden Kontrastgrenzen in den Positionen $+90^\circ$ und -90° (Verbindungsline horizontal), bei der anderen in den Positionen 0° und 180° (Verbindungsline vertikal) geboten. Dementsprechend lautet die Bezeichnung dieser Serien "Kontrastgrenzen horizontal" bzw. "Kontrastgrenzen vertikal".

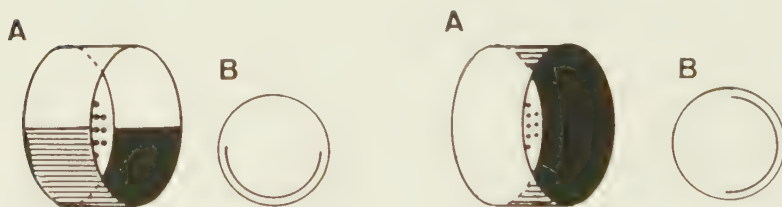


Abb. 6: Kontrastgrenzen-Dressuren, Schemata (A) und Symbole (B). Links: Kontrastgrenzen horizontal. Rechts: Kontrastgrenzen vertikal.

6.3. Zweistreifen-Serien

Wie bei den Kontrastgrenzen-Serien wurde auch bei diesen Serien jeweils eine Doppelmarke geboten, hier jedoch nicht in Form von Kontrastgrenzen, sondern in Form von Streifen, deren Breite 6cm betrug (Sehwinkelgrösse $\alpha = 10,7^\circ$). Es wurden drei solche Serien durchgeführt: Zwei Streifen in

den Positionen $+90^\circ$ und -90° (Verbindungsline horizontal), zwei Streifen in den Positionen 0° und 180° (Verbindungsline vertikal) und zwei Streifen in den Positionen 45° und 225° (Verbindungsline schräg) (Abb.7).

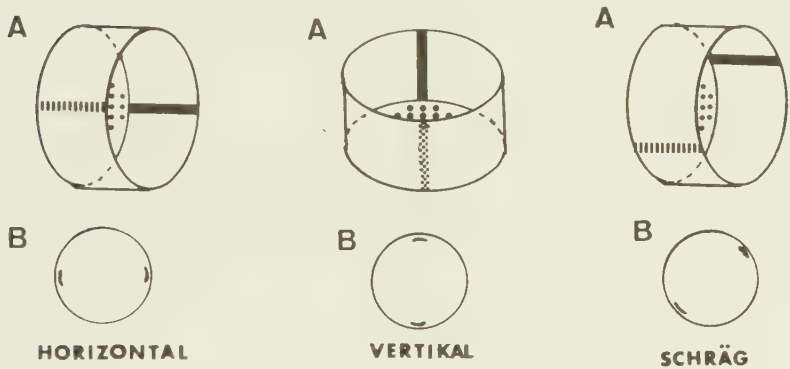


Abb. 7: Zweistreifen-Dressuren, Schemata (A) und Symbole (B)

6.4. Einstreifen-Serien

Als Dressurmarke diente jeweils ein 8cm breiter Streifen (Sehwinkelgrösse $\alpha = 14,3^\circ$). Die neun durchgeführten Serien entsprechen neun Sehfeldpositionen in Abständen von $22,5^\circ$ (siehe Abb. 3). Ein Beispiel einer solchen Marke ist in Abb. 5, Seite 28, schematisch dargestellt.

6.5. Oligoporus

Bei dieser Dressur wurde die gleiche Marke wie bei der Zweistreifen-Vertikalserie (siehe 6.2) geboten, doch wurde diese Serie nicht mit der 89-Löcherplatte ("Multiporus", siehe II.2), sondern mit einer Platte durchgeführt, die den Bienen frontal nur 13 Löcher bot ("Oligoporus").

7. Testarten

Bei den Tests wurden neben der jeweiligen Dressurmarke auch Variationen derselben geboten. Nicht alle Dressurmarken liessen sich in der gleichen Weise variieren, so dass gewisse Testarten nur in einer bestimmten Gruppe von Versuchsserien, nicht aber in den übrigen auftreten. Einzelheiten werden in Kapitel IV genannt.

7.1. Lerntests

Diese Testart lief in allen Fällen den übrigen Testarten parallel. Die Dressurmarke wurde dabei unverändert als Testmarke geboten. Die Lerntests wurden bereits nach 4 - 7 Lernflügen begonnen und von Anfang bis zum Ende jeder Versuchsserie immer wieder durchgeführt.

7.2. Kontrolltests

Auch diese Testart wurde bei allen Versuchsserien durchgeführt. Nach erfolgter Dressur wurde den Bienen beim Test gar keine Marke geboten. (Bei den Nullserien - siehe 6.1 - liegt bei den Lerntests und den Kontrolltests dieselbe Reizkonstellation vor).

7.3. Verfolgungstests

Diese Testart konnte bei allen Versuchsserien mit Ausnahme der Nullserien durchgeführt werden. Die Dressurmarke wurde dabei nicht verändert, allein ihre Sehfeldposition wurde variiert. Das geschah bei allen Serien auf zwei Arten: Gegenüber der Dressurposition wurde die Marke entweder um eine Bandbreite (15cm, siehe III.A.1.4) nach oben/links (Verfolgung I) oder um den gleichen Betrag nach unten/rechts (Verfolgung II) versetzt, so dass sie jedesmal ein neues, dem Dressurband benachbartes Markenband (siehe Abb.8, Seite 37) definierte.

7.4. Zerlegungstests

Diese Testart konnte nur bei den Zweistreifen-Serien (siehe 6.3) durchgeführt werden. Nach erfolgter Dressur wurde beim Test nur einer der beiden Streifen (ohne Veränderung der Sehfeldposition) geboten. Da die Dressurmarke aus zwei Streifen bestand, existierten zwei Möglichkeiten, die Zerlegung durchzuführen ("Zerlegung I" und "Zerlegung II", siehe IV.4.2.4).

7.5. Veränderung der Streifen-Breite

Diese Testart wurde bei allen Streifen Serien (Zweistreifen- und Einstreifen-Serien) durchgeführt. Ohne die Sehfeldposition der Marke zu verändern, wurden breitere oder schmalere Streifen geboten. Durch diese beiden Variationsarten wurden sowohl Sehwinkelbreite als auch Fläche des Streifens verändert.

7.6. Veränderung der Streifen-Länge

Bei dieser Testart, der eine gesondert durchgeführte Dressur mit einem schmalen Streifen (unter II.6 nicht erwähnt) vorausging, wurde der Streifen beim Test in gleicher Sehfeldposition wie bei der Dressur geboten, jedoch seine Länge (auf zwei Arten) variiert. Einzelheiten siehe IV.4.3.5.

7.7. Kontrastumpolung

Diese Testart gelang nur bei den Kontrastgrenzen-Serien. (Bei den Streifen Serien bewirkte diese Variation eine zu grosse Verdunkelung im Inneren des Zylinders.) Die unter 6.2 geschilderten Dressurmarken wurden bei diesen Tests mit umgekehrten Vorzeichen der Helligkeitsverteilung geboten, wobei die Kontrastgrenze in gleicher Sehfeldposition wie während der Dressur blieb.

8. Filmaufnahmen

Nach einer eigens für diesen Zweck durchgeführten Dressur (Marke: Zwei Streifen horizontal, wie unter 6.4) wurden die Bienen bei Lerntests und bei Kontrolltests (siehe 7.1 und 7.2) von hinten und von lateral mit einer Super-8-Filmkamera (Nikon, Objektiv: Ciné-Nikkor macro zoom [$f=7,5-60\text{mm}$], 18 Bilder pro sec) mehrmals aufgenommen. Während den Aufnahmen von hinten (Frontplatte in Aufsicht) wurde das Suchverhalten der Bienen nach dem unter 4.2 beschriebenen Verfahren gleichzeitig protokolliert.

Die Filmaufnahmen dienten der Abklärung folgender Fragen:

- a) Wie genau erfolgt die Protokollierung?
- b) Welche Raumlage nimmt der Kopf (und somit die Augen) der Biene während des Suchverhaltens ein?
- c) Welcher Suchstrategie bedienen sich die Bienen?

III. AUSWERTUNGSMETHODEN

Zur Auswertung gelangten:

- a) Die Entscheidungen der Bienen und die räumliche Verteilung der Entscheidungen pro Testart und Versuchsserie.
- b) Folgende spezielle Daten:
 - Die Suchzeiten während der Dressur je Versuchsserie
 - Die Testdauer je Testart je Versuchsserie
 - Die Anzahl Austritte während der Tests je Testart je Versuchsserie
 - Die inter- und die intra-individuellen Streuungen der Wahlhäufigkeiten
- c) Die Filmaufnahmen in Bezug auf die unter II.8 erwähnten Fragen.

Auswertungsmethoden von Daten, die erst in der Diskussion behandelt werden, werden dort gesondert erläutert (Kapitel V).

A. Die Entscheidungen der Bienen und ihre räumliche Verteilung

1. Die Entscheidungen der Bienen

Die Beurteilung der Entscheidungen, die die Bienen treffen (1.1 und 1.2), geschieht unter der Voraussetzung, dass die Biene, wenn sie irgendein Loch wählt, dahinter die Belohnung vermutet, d.h. die gewählte Position als F6 interpretiert.

1.1. Tipper

"Tipper" bildeten die bei weitem häufigste Art der Entscheidungen: Die Biene schwebt im Flug vor der betreffenden Röhrenöffnung, wobei sie eine nahezu senkrechte Stellung zu ihr einnimmt. Daraufhin berührt sie die Röhrenöffnung mit den Antennen, gelegentlich auch mit den Beinen, ohne dabei den Flug zu unterbrechen. Die Ausübung dieser Verhaltensweise nimmt eine gewisse Zeit in Anspruch, so dass es trotz der

Beobachtung in Aufsicht auf die Frontplatte sehr leicht möglich war, Tipper als solche zu erkennen.

1.2. Setzer

Diese Art der Entscheidung trat weniger häufig auf, war jedoch eindeutig zu protokollieren: Die Biene unterbricht ihren Flug und landet im Loch. Manchmal kriecht sie in den Röhrenstutzen hinein, um dort eine Weile lang den Eingang zur vermeintlichen Futterstelle zu suchen. Zwischen bloßem Landen und Hineinkriechen wurde bei der Auswertung nicht unterschieden.

1.3. Gewichtung

Bei der Auszählung der Entscheidungen wurden Setzer doppelt so hoch bewertet wie Tipper. Die totale Anzahl Entscheidungen n_t berechnet sich demnach wie folgt:

$$n_t = \sum \text{Tipper} + 2 \sum \text{Setzer}$$

(Der Index von n gibt Auskunft darüber, welche Löchergruppe bei der Auszählung berücksichtigt wurde. Siehe dazu 1.4 und 1.5)

1.4. Definition der Parzellen und Bänder

Bei der Beurteilung der Entscheidungen n_i wurden die 89 Löcher nicht einzeln bewertet. (Ausnahmen sind im Kapitel IV.6, Beispiel Abb.63, genannt.) Die 89 Lochpositionen wurden zu diesem Zweck in 13 Parzellen eingeteilt, wobei die mittlere Parzelle das belohnte Loch F6 enthielt (Abb.8.A). Gleichzeitig wurden fünf waagerechte Bänder und fünf weitere, senkrecht zu diesen stehende Bänder (Abb. 8.B) definiert. Die Bezeichnung der Parzellen und Bänder ist durch die Numerierung der Löcher (siehe Abb.2) gegeben und kann der Abb. 8 entnommen werden.

Die Einteilung in Parzellen diente nicht allein dem Zweck, die Auswertung zu vereinfachen und die Darstellung der Resultate übersichtlicher zu gestalten. Sie war vielmehr eine Kompromisslösung zwischen der Notwendigkeit, den Bienen möglichst viele Entscheidungsalternativen (Löcher) zu bieten, so dass es ihnen schwer möglich war, die Geometrie der Löcher als Orientierungshilfe zu benutzen, und der Absicht, die Frage nach dem bevorzugten Entscheidungsort zu beantworten.

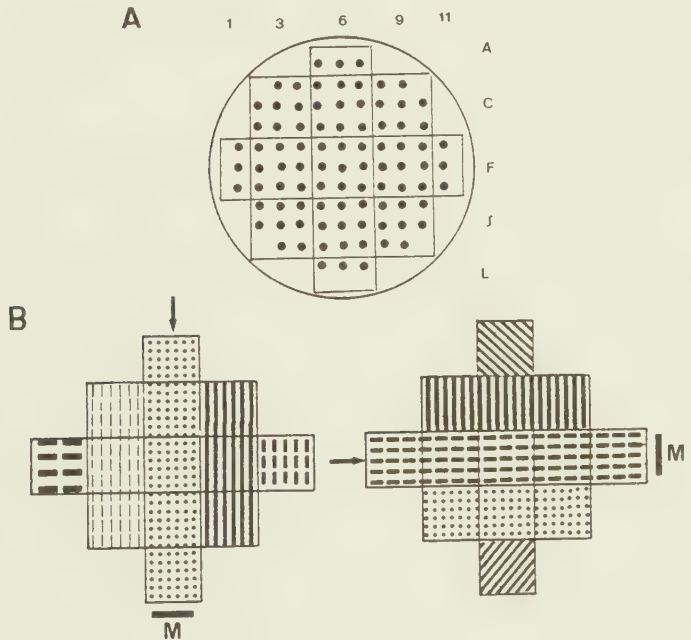


Abb. 8: Definition der Parzellen (A) und Bänder (B). Die gebotene Marke (M) definiert ein Markenband (Pfeil). Erläuterungen im Text.

Die Sehfeldposition einer gebotenen Marke (siehe II.5) ist nicht für ein bestimmtes Loch, sondern für eine ganze Reihe von Löchern auf gleiche Weise definiert. Vorausgesetzt, dass die Biene vor jedem Loch die gleiche Kopfhaltung einnimmt, erscheint ihr die Marke auf der ganzen Länge des in Abb. 8.B hervorgehobenen Bandes in gleicher Sehfeldposition. Exakt gilt das freilich nur für jede Reihe des drei Löcherreihen umfassenden Bandes. Dieses spezielle Band der "Sehfeldpositionsgleichheit" wird im folgenden als das "Markenband" bezeichnet.

Um die Definition von Parzellen und Bändern über alle Versuche konstant zu halten, war es nötig, die räumliche Ausrichtung der Löcherreihen (Abb.3) der Sehfeldposition der jeweils gebotenen Marke anzupassen. Abb.9 demonstriert die Vorteile dieser Massnahme: Bei einer Marke, die z.B. in Sehfeldposition 90° geboten wird, verläuft das Markenband horizontal und umfasst die drei Löcherreihen, die sich von $+90^{\circ}$ bis -90° erstrecken. Wenn bei gleicher Anordnung der Löcherreihen eine Marke in Position $22,5^{\circ}$ geboten wird, verlaufen die Grenzen des "Bandes der Sehfeldpositionsgleichheit" durch verschiedene Löcher hindurch. Die Entscheidungen, die auf solche "geteilte" Löcher fallen, müssen bei der Auszählung unter den angrenzenden Parzellen bzw. Bändern aufgeteilt werden, was die Auswertung sehr erschwert, ohne dass dabei Information gewonnen würde. Werden aber die Löcherreihen wie im gezeigten Beispiel in Richtung $22,5^{\circ}$ gestellt, kann die Definition der Parzellen und Bänder ohne Umrechnung beibehalten werden.

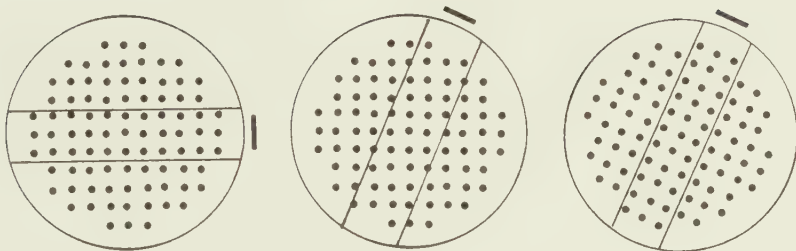


Abb. 9: Einhaltung der Parzellen- und Bänderdefinition (in der Abbildung wurde nur das Markenband eingezeichnet) durch Anpassung der räumlichen Ausrichtung der Löcherreihen an die Sehfeldposition der gebotenen Marke.

1.5. Wahlhäufigkeiten

Die Wahlhäufigkeit h_i gibt den prozentualen Anteil der Entscheidungen n_i an der totalen Entscheidungszahl n_t an. Da verschiedene Auswertmöglichkeiten bestehen, müssen h_i und n_i genau definiert werden, was im Index zum Ausdruck kommt. Die Wahlhäufigkeit z.B. auf Position F6 ist als h_{F6} definiert. Sie berechnet sich nach

$$h_{F6} = 100 (n_{F6}/n_t) \quad [\%]$$

wobei n_t die Summe aller Entscheidungen angibt, die bei dem betrachteten Versuch erzielt wurden. (n_t und auch n_{F6} berechnen sich nach der in A.1.3 genannten Formel.)

Von wenigen Ausnahmen abgesehen (siehe 1.4) werden die Wahlhäufigkeiten je Parzelle und nicht je Einzelposition (Loch) berechnet. Dabei werden der Wahlhäufigkeit h_m auf die mittlere Parzelle und der Wahlhäufigkeit h_b auf das Markenband besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Sie liefern für jeden Versuch das eigentliche Schlussresultat.

2. Die Verteilung

Unter der Annahme, dass keine Orientierungshilfe irgendwelcher Art zur Verfügung steht, besitzt jede Lochposition die gleiche Anflugswahrscheinlichkeit $p = 1,12\%$. Die theoretische Verteilung der Entscheidungen über alle Parzellen kann leicht aus der Wahrscheinlichkeit der einzelnen Löcher berechnet werden (Abb.10.A)

Wie zu hoffen steht, wird sich dieses Bild ändern, sobald an der Zylinderinnenwand optische Marken angebracht werden. Unter der Annahme, dass die Marken den Bienen eine Orientierungshilfe bieten, muss die Wahlwahrscheinlichkeit eines Loches von seiner Lage relativ zur Marke abhängen (Abb.10.B). Der Berechnung der Wahlhäufigkeiten je Parzelle (siehe A.1.4) liegt die Ueberlegung zugrunde, dass die betrachtete Parzelle aufgrund ihrer topographischen Lage und aus keinem anderen Grund bevorzugt gewählt oder nicht gewählt wird. Diese Ueberlegung kann allerdings nicht ohne Beweis als richtig gelten. Die 13 definierten Parzellen (Abb. 8.A) sind bezüglich ihrer Löcherzahlen nicht gleichwertig. Der mögliche Einwand, dass eine betrachtete Parzelle vielleicht häufiger gewählt wird, wenn sie mehr Löcher zu bieten hat, kann deshalb nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden. Um auch dieser Ueberlegung Rechnung zu tragen, wurden die Ergebnisse aller Versuche auf zwei Arten ausgewertet. Die erste Auswertungsmethode wird im folgenden als "Normalverfahren" (2.1), die zweite als "Proportionierungs-Verfahren" (2.2) bezeichnet. Die Resultate beider Auswertungsmethoden werden im Kapitel IV.6 einander gegenübergestellt.

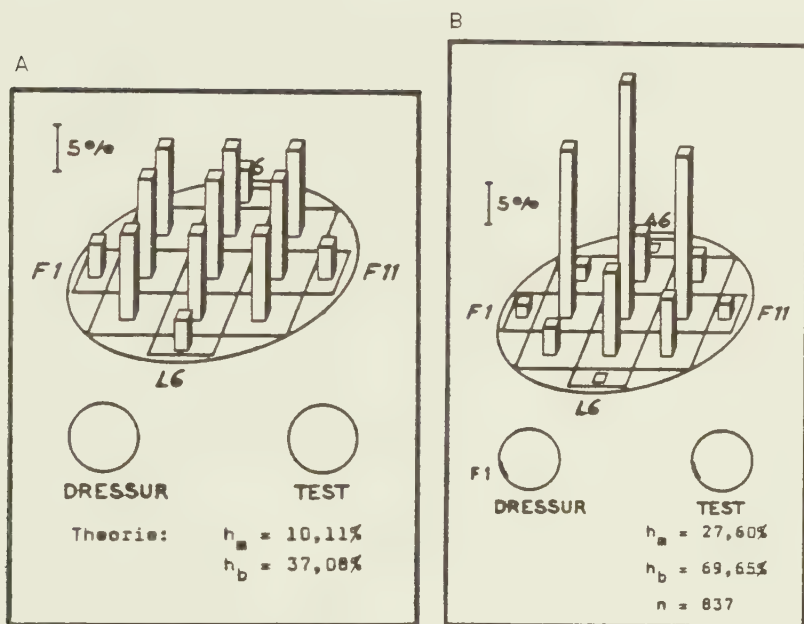


Abb.10: Überlegungen zur Auswertungsmethode:

- A. Die theoretisch erwartete Verteilung der Entscheidungen der Bienen unter der Annahme, dass jedes Loch die gleiche Anflugwahrscheinlichkeit p besitzt ($p = 1,12\%$, Zufallsverteilung). Die Wahlhäufigkeiten auf jede Parzelle berechnen sich nach pN (N = Anzahl Löcher in der betrachteten Parzelle).
- B. Die Verteilung der Entscheidungen bei den Lerntests nach einer Dressur mit Marke. Als Beispiel wurde die gleiche Dressur gewählt, deren Lernkurve in Abb.11 dargestellt ist. Die Wahlhäufigkeiten je Parzelle berechnen sich aus der Summe der Entscheidungen auf alle Löcher, die diese Parzelle enthält.

2.1. Das Normalverfahren

Bei dieser Auswertungsmethode wurden die Entscheidungen n_i je Parzelle verwertet. Aufgrund dieser Zahlen wurden die Wahlhäufigkeiten (siehe 1.6) je Parzelle berechnet, wobei gleichzeitig eine Normierung der Ergebnisse erfolgte. Die Anzahl Löcher pro Parzelle wurde dabei nicht berücksichtigt. Die Parzellen erhielten allein durch ihre topographische Lage die in Betracht gezogene Bedeutung.

2.2. Das Proportionierungs-Verfahren

Bei diesem Auswertungsverfahren wurde dem Umstand Rechnung getragen, dass nicht alle Parzellen gleich viele Löcher enthielten. Die Entscheidungen je Parzelle wurden so umgerechnet, dass sie der Anzahl Löcher pro Parzelle umgekehrt proportional waren. Die so berechnete (hypothetische) Anzahl Entscheidungen wurde über alle Parzellen summiert. Dies ergab ein hypothetisches n_t (siehe 1.3), woraus die proportionierten Wahlhäufigkeiten (siehe 1.5) je Parzelle berechnet werden konnten. Die Wahlhäufigkeiten, die nach diesem Verfahren berechnet wurden, werden mit dem Index p versehen.

3. Einzelheiten der Auswertung

3.1. Testblätter

Anhand der Testprotokolle (siehe II.4.2) wurden für jeden Test die auf die einzelnen Lochpositionen entfallenen Entscheidungen der Bienen in ein Schema ("Testblatt") eingetragen, das die Löcheranordnung des Multiporus wiedergab. Jedem Testblatt kann das Datum, die Tageszeit, die Versuchsserie, die Testart, die Position der Apparatur, die Nummer der getesteten Biene, die Anzahl vorangegangener Lernakte der betreffenden Biene, die Anzahl der Austritte

während des Tests und die effektive Testdauer entnommen werden. Jedes Testblatt enthält ferner die Ergebnisse der ersten Auswertungsschritte, nämlich die Wahlen pro Parzelle, die totale Anzahl der Entscheidungen und die berechneten Wahlhäufigkeiten h_m und h_b (siehe II.1.5).

3.2. Lernkurven und Definition des Lernplateaus

Die "Lernkurve" beschreibt die Wahlhäufigkeit als Funktion der Lernakte einer Biene. Zur Erstellung der Lernkurven

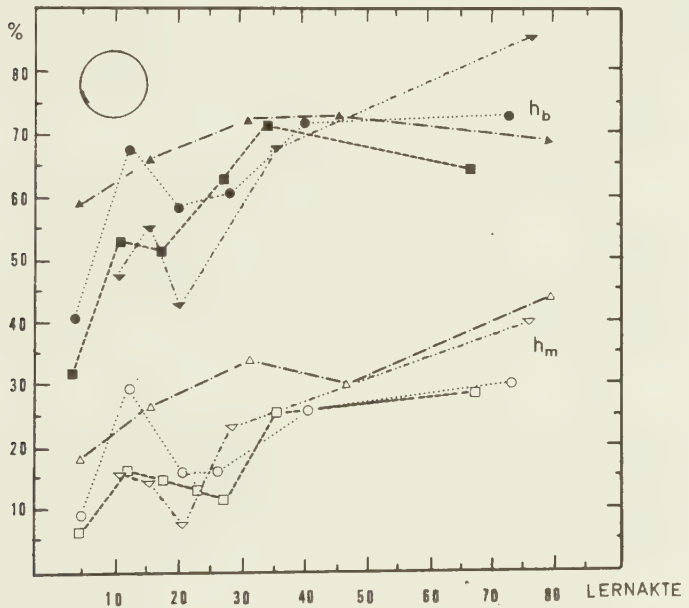


Abb. 11.A: Beispiel einer detaillierten Lernkurve. An der Dressur (Marke: Ein Streifen 8cm breit in Sehfeldposition $112,5^\circ$) nahmen vier Bienen teil. Wahlhäufigkeiten h_m und h_b siehe 1.5.

werden diejenigen Tests verwendet, bei denen die Reiz-situation während des Tests der während der Dressur gleicht ("Lerntests", siehe II.7.1).

Betrachtet werden die Wahlhäufigkeiten h_m und h_b (siehe 1.5). Da Lernkurven für individuelle Bienen aufgestellt wurden (Abb.11.A), liessen sich inter-individuelle Unterschiede im Lernvorgang erfassen. Anhand der Resultate aller Bienen lässt sich schliesslich eine Mittelwertskurve (Abb. 11.B) berechnen, der auch die Standardabweichungen und die mittleren Fehler der Mittelwerte (Standardfehler) in Richtung sowohl der Ordinate als auch der Abszisse entnommen

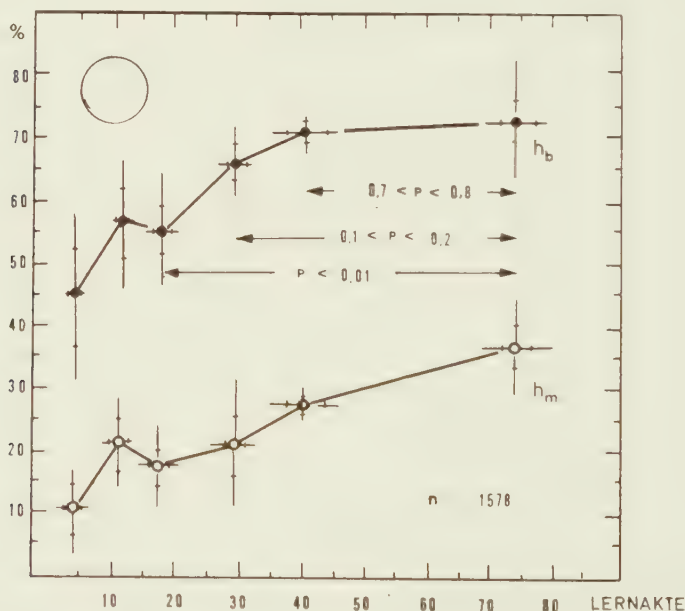


Abb.11.B: Mittelwertskurve der Lernergebnisse aus Abb.11.A.
Erläuterung der Streubereiche und der Ermittlung des Lernplateaus siehe Text.

werden können. Anhand der Mittelwertskurve wurde das Lernplateau ermittelt. Dieses war erreicht, wenn die Wahlhäufigkeiten h_b (siehe 1.5) einen Wert erreichte, der vom höchsten Wert der Lernkurve auf dem 5%-Niveau (t-Test) nicht signifikant verschieden war. Erst ab diesem Zeitpunkt wurden die Resultate aller Tests, die alle Testarten der betrachteten Versuchsserie betrafen, in der Schlusserwertung berücksichtigt.

3.3. Auswertung der einzelnen Testarten

Pro Versuchsserie wurden alle Testblätter (siehe 3.1), die anhand der erstellten Lernkurven die oben erwähnte Bedingung erfüllten, nach den verschiedenen Testarten sortiert. Je Testart wurde daraufhin für jede Parzelle die Summe der Entscheidungen der einzelnen Bienen und daraus die erzielten Wahlhäufigkeiten h_m und h_b (siehe 1.5) berechnet.

Aus den erhaltenen Wahlhäufigkeiten aller beteiligten Bienen wurden anschliessend die Mittelwerte h_m und h_b und deren Standardabweichungen und Standardfehler ermittelt. Sie stellen für jede Testart das Schlussergebnis dar.

Die Streuungsmasse repräsentieren demnach die empirischen inter-individuelle Standardabweichungen. Im Appendix I (siehe Hinweis in A.3.4) werden sie für alle Versuchsergebnisse aufgeführt.

Ausserdem wurden die Resultate aller Bienen bei jeder Testart je Versuchsserie für jede Parzelle zusammengezählt. Die Zahlen wurden normiert (siehe 2.1) und als Grundlage für die graphischen Darstellungen (siehe 3.4) verwendet. Auf dieses Datenmaterial wurde schliesslich das Proportionierungs-Ver-

fahren (siehe A.2.2, Seite 42) angewandt und die hypothetischen Wahlhäufigkeiten h_{m_p} und h_{b_p} berechnet. Da das Proportionierungs-Verfahren auf die Endauszählung angewandt wurde, können hier keine inter-individuelle Streuungen angegeben werden.

3.4. Graphische Darstellungsmethoden und Hinweis auf Appendix I

Die Entscheidungen der Bienen auf die verschiedenen Parzellen liegen aufgrund der unter A.2.1 und A.2.2 beschriebenen Berechnungsweise sowohl beim Normal- als auch beim Proportionierungs-Verfahren in normierter Form vor. Diese Zahlen werden als Säulen in dreidimensionalen Diagramme eingetragen, wobei jeder Parzelle eine Säule zukommt (siehe z.B. Abb.10.B).

Um den optischen Vergleich zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Versuche zu vereinfachen, werden die Bänder (siehe A.1.4) auch dann horizontal bzw. vertikal dargestellt, wenn die gebotene Marke ein anderes als ein vertikal bzw. horizontal verlaufendes Markenband definiert (siehe Abb.9). Die Art der Dressur und die Testart werden bei jedem Diagramm in der im Kapitel II.5 eingeführten symbolischen Form angegeben. Die Wahlhäufigkeiten h_m und h_b sind jedem Säulendiagramm ebenfalls beigelegt.

Insgesamt wurden am Multiporus 21 Versuchsserien unter Einsatz von 108 Testarten durchgeführt. Natürlich können nicht alle auf diese Weise erhaltenen räumlichen Wahlverteilungen in Form von Säulendiagrammen dargestellt werden. Im Ergebnisteil werden daher nur repräsentative Beispiele gegeben. Weitere Ergebnisse werden in Form von Tabellen und Funktionsgraphen gezeigt, doch sind die Resultate aller

Versuche im Appendix I enthalten. Die räumlichen Verteilungen der Entscheidungen der Bienen sind dort zahlenmässig dargestellt. Appendix I und Appendix II (siehe III.D) werden der vorliegenden Arbeit in Form von Microfiches beigelegt und sind auf der vorletzten Umschlagseite zu finden.

B. Die Auswertung spezieller Daten

Den im folgenden aufgeführten Spezialuntersuchungen lag die Ueberlegung zugrunde, dass nicht nur die Entscheidungen der Bienen und ihre räumliche Verteilung, sondern auch andere Kriterien im Verhalten der Bienen über die Reizwirksamkeit einer gebotenen Marke Auskunft geben können.

1. Suchzeiten

Während der Dressur wurden die Zeiten ermittelt, die die Biene zum Auffinden des belohnten Loches in der Zentralposition benötigte. Zur Auswertung gelangten nur Suchzeiten, die nach dem Erreichen des Lernplateaus gemessen worden waren. Pro Dressur wurde ihr Mittelwert berechnet und mittels einfacher linearer Regressionsanalyse auf Korrelation mit den bei den Lerntests (ebenfalls ab Plateau der Lernkurve) erzielten Wahlhäufigkeiten untersucht. Da nach Voruntersuchungen die Wahlhäufigkeiten h_m und h_b streng korreliert sind (siehe Abb.21, Seite 67), ist es nicht nötig, diese Untersuchung für h_m und h_b getrennt durchzuführen.

2. Testdauer

Die weitgehend von den Bienen selbst bestimmte Testdauer (siehe II.4.2) wurde pro Versuchsserie aus allen Einzeltests jeder Testart gemittelt. Die erhaltenen Mittelwerte wurde mittels

einfacher linearer Regressionsanalyse auf ihre Korrelation mit den je Testart erzielten Wahlhäufigkeiten geprüft.

3. Austritte

"Austritte" bedeuten Unterbrüche im Wahlverhalten der Biene. Sie werden dadurch hervorgerufen, dass die Biene die Wahlordnung (Testzylinder) für kurze Zeit verlässt. Die Anzahl der Austritte an sich besitzt keine Aussagekraft. Erst ihr Verhältnis zur Testzeit oder zur Anzahl getroffener Entscheidungen ist eine adäquate Vergleichsgrösse. So sind z.B. vier Austritte pro Test gering zu werten, wenn der Test 120sec dauerte und dabei 80 Entscheidungen getroffen wurden, dagegen als hoch einzustufen, wenn der Test nur 30sec und 20 Entscheidungen umfasste.

Pro Testart wurde der Quotient n/A berechnet, wobei n die totale Anzahl Entscheidungen (aller Einzeltests der betreffenden Testart) und A die totale Anzahl Austritte bei dieser Testart bedeutet. Die Werte dieses Quotienten wurden wiederum auf ihre Korrelation mit den bei den entsprechenden Testarten erzielten Wahlhäufigkeiten untersucht.

4. Streuungsmasse

Bei dieser Untersuchung, die eine selbständige Frage betrifft, wurden bei den Lerntests aller Versuchsserien (da bei dieser Testart besonders viel Datenmaterial vorliegt) nebst den unter A.3.3 beschriebenen inter-individuellen Standardabweichungen auch die totalen und die intra-individuellen Varianzen der Wahlhäufigkeiten je Dressur berechnet. Mittels einfacher Varianzanalyse wurden anschliessend die inter-individuellen und die intraindividuellen Varianzen miteinander verglichen.

C. Auswertung der Filmaufnahmen

Die Filmaufnahmen (siehe II.8) wurden einer Einzelbild-Analyse unterworfen (Super-8-Projektor, Marke Elmo SP-F).

D. Teststatistik und Hinweis auf Appendix II

Die durch Vergleich verschiedener Versuchsergebnisse gewonnenen Resultate sind zahlreichen statistischen Prüfungen unterzogen worden. Ihre Resultate können im Ergebnisteil (Kapitel IV) nicht immer detailliert angegeben werden, ohne dass der Text dadurch allzu schwerfällig wird. Sie sind daher gesondert im Appendix II aufgeführt. Die Ergebnisse der statistischen Prüfungen erscheinen dort unter Angabe der jeweils verwendeten Testverfahren in einer möglichst dem Text entsprechenden Reihenfolge. Die im Text gegebenen Hinweise auf bestimmte Stellen im Appendix sollen die Uebersicht erleichtern.

Appendix II enthält ausserdem eine Aufstellung der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Methoden der beschreibenden Statistik sowie eine Uebersicht über die eingesetzten statistischen Standard- und Spezialprüfverfahren mit Literaturangaben.

Appendix II wird nebst Appendix I (siehe A.3.4) der vorliegenden Arbeit beigelegt (siehe vorletzte Umschlagseite). Beide Appendices liegen in Form von Microfiches vor und sind mit einem Spezialgerät (oder mit Hilfe eines Mikroskops) jederzeit zugänglich.

IV. ERGEBNISSE

Wenn nicht anders vermerkt, betreffen die im folgenden aufgeführten Resultate die Ergebnisse des Normalauswertungsverfahrens (siehe III.A.2.1). Die Gründe dafür werden im Kapitel IV.6 dargelegt. Die Ergebnisse der durchgeführten statistischen Tests sind im Appendix II unter Angabe des jeweiligen Prüfverfahrens aufgeführt.

1. Lernkurven

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit werden nur wenige Lernkurven gezeigt (Abb.11.A und B, Abb.12, Abb.53.A und B). Im App.I.A werden dagegen die Lernkurven aller Dressuren zahlenmässig aufgeführt. Für die Ergebnisse der verschiedenen Versuche sind die Lernkurven hauptsächlich insofern wichtig, als sie die Bestimmung des Lernplateaus (siehe III.A.3.2.) ermöglichen.

Das Plateau der Lernkurve (Definition siehe Seite 45) wurde im Durchschnitt aller Marken-Serien nach $11,27 \pm 7,4$ (SA), bei den Null-Serien (Dressuren ohne Marke) nach $8,33 \pm 6,66$ (SA) erreicht. Aufgrund der Definition des Lernplateaus unterscheiden sich die aus der Schlusssauszählung berechneten Wahlhäufigkeiten h_b nur geringfügig von den bereits am Plateau erzielten Werten, obwohl die Bienen bis zum Ende der jeweiligen Versuchsserie noch zahlreiche weitere Lernakte absolvierten (Tab.1).

Die Bienen lernen demnach sehr schnell, Marken im nicht-frontalen Sehfeld als Orientierungshilfe zu benützen und weisen auch nach länger währenden Dressuren keine Verbesserung der Lokalisationsleistung auf. Die Höhe des Plateaus (h_b , Tab.1) variiert dagegen stark in Abhängigkeit von der Position und Art

der an der Zylinderwand gebotenen Marke. Dieses Ergebnis wird im Kapitel IV.4 näher betrachtet.

Dressur	R _(plateau)	R _(Ende)	n	h _b _(Schluss)
Nullserie I+II	4	101	4558	42,9 ± 4,4
Nullserie III	5	63	1320	46,0 ± 5,2
Nullserie IV	16	63	1312	43,9 ± 6,2
Kontrastgr. hor.	5	201	917	80,8 ± 10,6
Kontrastgr. vert.	4	156	1707	61,0 ± 2,1
Zwei Str. hor.	12	290	1176	83,0 ± 5,9
Zwei Str. vert.	20	79	2143	57,1 ± 7,0
Zwei Str. schr.	20	82	1180	63,6 ± 3,4
Ein Str. 180°	10	131	2072	51,8 ± 3,3
Ein Str. 157,5°	21	68	746	54,1 ± 2,7
Ein Str. 135°	4	90	2623	55,2 ± 2,3
Ein Str. 112,5°	27	80	813	69,5 ± 2,0
Ein Str. 90°	11	83	1175	68,8 ± 3,3
Ein Str. 67,5°	6	65	1415	56,9 ± 1,7
Ein Str. 45°	5	90	2021	53,4 ± 2,5
Ein Str. 22,5°	11	82	1469	49,4 ± 5,6
Ein Str. 0°	9	71	2249	48,2 ± 5,3
Ein Str. 90° 6cm	4	84	1175	60,6 ± 7,0

Tab.1: Lernstand (R = Anzahl Lernakte) am Plateau der Lernkurve und am Ende der Dressur bei allen Versuchsserien (ausgenommen Spezialdressuren). Die Schlussergebnisse (h_b) entsprechen den bereits am Plateau erzielten Werten. Streuungsmasse: Standardabweichung, inter-individuell.
n = Anzahl getroffener Entscheidungen

2. Nullserien (Dressuren ohne Marken)

Diese Versuche bilden die entscheidende Kontrolle des gesamten Versuchsprogramms dieser Arbeit. Sollten nämlich zwischen Dressuren mit Marken und solchen ohne Marken keine gesicherten Unterschiede auftreten, muss entweder den Marken im nicht-frontalen Sehfeld nur geringe Bedeutung zukommen oder/und geschlossen werden, dass schon die geometrische Anordnung der Löcher im frontalen Sehfeld eine ausreichende Orientierungshilfe bietet.

2.1. Nullserien I+II

Diese beiden Dressuren (mit insgesamt 7 Bienen) unterscheiden sich in keinem Punkt der Methodik voneinander, weshalb ihre Ergebnisse zusammengefasst werden können.

Abb.12 zeigt die Mittelwertslernkurve (siehe III.A.3.2) dieser Versuche. (Siehe im Vergleich dazu Beispiele von Lernkurven bei Dressuren mit Marken, Abb.11, Abb.53.A und B.) Der höchste Wert von h_m (Wahlhäufigkeiten auf die mittlere Parzelle) unterscheidet sich vom ersten, bereits nach durchschnittlich 6,7 Lernflügen gemessenen Wert nicht signifikant ($0,3 < p < 0,4$, t-Test). Ein Markenband war bei den Nullserien nicht definiert. Um einen Vergleich mit den Ergebnissen der Markenserien jedoch zu ermöglichen, wurden für jeden Punkt der Lernkurve die Wahlhäufigkeiten $h_{b(F)}$ auf das Band F (hier horizontal) und $h_{b(6)}$ auf das Band 6 (hier vertikal) berechnet: Bei den Markenserien ist eines der beiden Bänder als Markenband definiert (siehe Abb.8). Die Unterschiede zwischen den Wahlhäufigkeiten $h_{b(F)}$ und $h_{b(6)}$ sind statistisch nicht gesichert ($0,1 < p < 0,2$, D-Test für die Signifikanz der Unterschiede, siehe App.II.B.1.2), weshalb für jeden Punkt der Lernkurve der Mittelwert $\bar{h}_b$ berechnet werden konnte. Auch der höchste Wert $\bar{h}_b$ unterscheidet sich vom

ersten Wert $\bar{h}_b$, der bereits nach durchschnittlich 6,7 Lernakten gemessen wurde, nicht signifikant ($0,2 < p < 0,3$, t-Test).

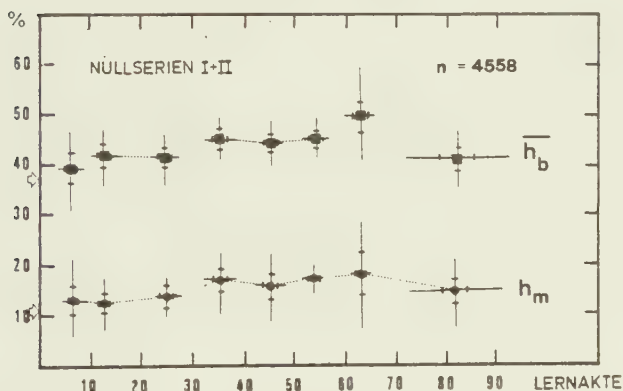


Abb.12: Mittelwertslernkurven für die Nulldressuren I+II mit inter-individuellen Standardabweichungen und Standardfehlern. $\bar{h}_b$ bezeichnet den Mittelwert aus h_F und h_6 (siehe Text). Pfeile auf der Ordinate: Erwartete Wahlhäufigkeiten bei Zufallsverteilung.

Wie ein Vergleich von Abb.13.A und B zeigt, ähnelt die räumliche Verteilung der Wahlhäufigkeiten einer Zufallsverteilung. Eine solche liegt jedoch nicht vor: Der χ^2 -Test für "Goodness of Fit" ergibt eine signifikante Abweichung von der Zufallsverteilung (App.II.C.4.1). Freilich stellt dieses Ergebnis kein Hindernis beim Vergleich der Resultate dieser Serien mit den später zu behandelnden Markenserien (Kapitel IV.3) dar. Weitere statistische Prüfungen zu dieser Frage siehe App.II.C.4.2, C.5.1 und C.5.2.

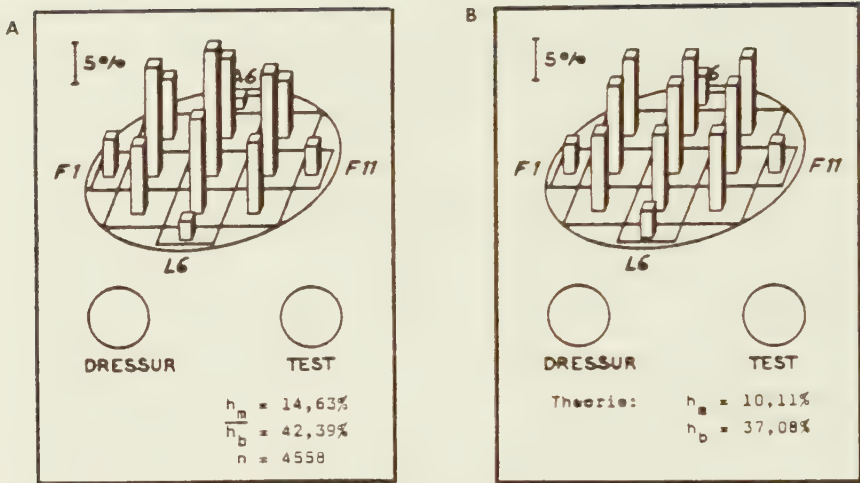


Abb.13: A. Die Verteilung der Entscheidungen bei den Nullserien I+II (Dressur und Tests ohne Marke).
 B. Die theoretisch erwartete Verteilung der Entscheidungen bei Zufallswahl.

Nicht nur aufgrund der Resultate der Lernkurve, sondern auch aufgrund der Resultate der Schlusssauszählung (Abb.13.A) sind zwischen den Wahlhäufigkeiten $h_{b(F)}$ auf das horizontal verlaufende Band F und $h_{b(6)}$ auf das vertikal verlaufende Band 6 keine statistisch gesicherten Unterschiede festzustellen (App.II.C.3.1). Die Bedeutung dieses Ergebnisses wird beim Vergleich mit den Resultaten der Markenserien hervorgehoben. (Siehe dazu auch Kapitel 1 der Diskussion.)

2.2. Nullserie III (Ein-Ort-Nullserie)

Auch bei diesem Versuch wurden Dressur und Tests ohne Marke durchgeführt. Im Gegensatz zu den Nullserien I+II wurde diese Serie jedoch in einer einzigen Position durchgeführt, die Apparatur wurde also nie gedreht (ausser um 180° zwecks Austausch von Dressur- und Testseite, siehe II.4) und blieb damit relativ zu Marken der fernerer Umgebung unverändert.

Dieser Versuch galt demnach der Frage, ob die konstant bleibende Umgebung den Bienen optische Hilfsmarken zu bieten vermag.

Wie Abb.14 zeigt, waren die Bienen in diesem Fall besser orientiert als bei den Nullserien I+II (vgl. Abb.13.A und App.II.C.2.1 und C.4.2).

Für dieses Ergebnis können entweder Umgebungsmarken (die bei der Versuchsanordnung des Multiporus allerdings nur im extrem posterior liegenden Augenbereich wirksam sein können, vgl. Abb.4, Seite 23), oder Belichtungsunterschiede innerhalb des Zylinders verantwortlich sein.

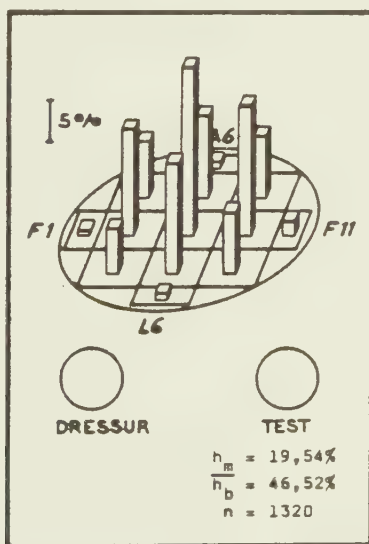


Abb.14: Verteilung der Entscheidungen der Bienen bei der Nullserie III (Ein-Ort-Nullserie). Vgl. dazu Abb. 13.A. Diskussion im Text.

Dieser Frage wurde folgender Versuch gewidmet: Nach erfolgter Dressur wurde die Apparatur in einer anderen Position (45° , siehe Abb.C.2 im App.I, S.156) geboten, wo sie die Bienen nie zuvor antrafen. Die Belichtungsverhältnisse waren hier den gewohnten (in der Dressurposition 0° , siehe App.I.C) ähnlich, die Umgebung der Apparatur war jedoch völlig verändert. Auch bei diesen Tests wurde keine Marke geboten. Beim Vergleich der Ergebnisse dieser Tests mit den Ergebnissen der Lerntests (in der Dressurposition, Abb.14) lassen sich sowohl bezüglich der Verteilung der Entscheidungen als auch bezüglich der Wahlhäufigkeiten h_m und h_b keine statistisch gesicherten Unterschiede feststellen (App.II.C.2.4). Detaillierte Ergebnisse siehe App.I.B.2, S.25.

Daraus lässt sich folgern, dass weniger Umgebungsmarken, als vielmehr die Lichtintensitätsunterschiede innerhalb des Plexiglaszylinders für die gegenüber den Nullserien I+II verbesserte Orientierung der Bienen verantwortlich sein müssen. Letztere wurden auch anhand der Belichtungsmessungen (App.I.C) festgestellt.

Aehnliches fanden HOFER und LINDAUER (1976), als sie die Hilfswirkung von Schattenmustern bei der Orientierung der Bienen untersuchten.

Obwohl die Ein-Ort-Nullserie die Orientierung der Bienen nur geringfügig zu verbessern vermochte (vgl. dazu Ergebnisse der Markenserien), rechtfertigen die hier erhaltenen Resultate das unter II.4 beschriebene Verfahren, nämlich das ständige Wechseln der Positionen bei der Durchführung aller Versuche. In den verschiedenen Positionen waren nicht nur die Umgebungsmarken, sondern auch die Lichtverhältnisse unterschiedlich (eine gute Übereinstimmung bestand nur in den Positionen 0° und 45°). Letztere variierten auch noch

in Abhängigkeit von der Tageszeit und vom Bewölkungsgrad des Himmels (siehe App.I.C), konnten also nicht als konstante Hilfsmarken benutzt werden.

Auch bei der Nullserie III zeigt sich kein statistisch gesicherter Unterschied zwischen den Wahlhäufigkeiten auf das Band F (horizontal) und auf das Band 6 (vertikal). (Siehe App.II.C.3.1.)

2.3. Nullserie IV

Diese Serie unterscheidet sich von den Nullserien I+II und von der Nullserie III in zwei Punkten: Erstens wurde sie nur in zwei Positionen (0° und 45°) durchgeführt, und zweitens wich die räumliche Ausrichtung der Löcherreihen (siehe II.2) um 45° von der Horizontalen bzw. Vertikalen ab.

Die Konsequenzen der ersten Variation sind, dass die Ergebnisse dieser Dressur besser ausfallen als bei den Nullserien I+II und ähnlich lauten wie bei der Nullserie III (Tab.2, Abb.15 und App.II.C.2.2 und C.2.3).

Serie Nr.	Wahlhäufigkeiten	
	h_m	$\bar{h}_b$
Nullserie I+II	14,63%	42,39%
Nullserie III	14,54%	46,52%
Nullserie IV	18,22%	44,40%

Tab.2: Vergleich der erzielten Wahlhäufigkeiten aller Nullserien (siehe auch Abb.16 in IV.3.1).

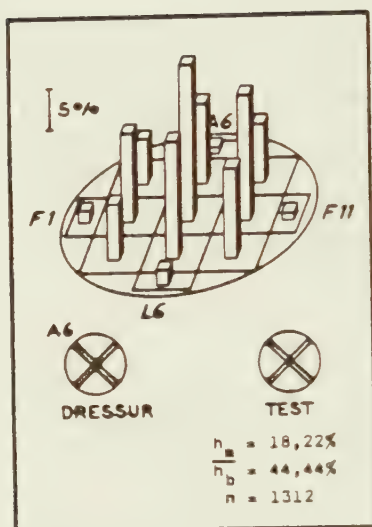


Abb.15: Verteilung der Entscheidungen der Bienen bei der Nullserie IV (räumliche Ausrichtung der Löcherreihen 45°).

Die Variation der räumlichen Ausrichtung der Löcherreihen hat demnach keine Konsequenzen. Dies betrifft auch den Vergleich zwischen den Bändern F und 6 (die hier von oben rechts nach unten links bzw. von oben links nach unten rechts verlaufen): Keines der beiden wird dem anderen vorgezogen (App.II.C.3.1). Wird nach erfolgter Dressur die räumliche Ausrichtung der Löcher gerade gestellt (Band F horizontal, Band 6 vertikal), verändern sich die erzielten Wahlhäufigkeiten nicht (App.II.C.2.5). Auch dann wird keines der beiden Bänder F und 6 dem anderen vorgezogen (App.II.C.3.1). Detaillierte Ergebnisse dieses Versuchs siehe App.I.B.3, S.28.

Dieses Resultat ist insofern wichtig, als ein Vergleich zwischen den verschiedenen Markenserien (siehe IV.3 und

IV.4) nur dann sinnvoll ist, wenn die räumliche Ausrichtung der Löcherreihen, die bei den Markenserien variiert (siehe III.A.1.4), nicht schon an sich das Wahlverhalten der Bienen beeinflusst.

Zusammenfassend für die Ergebnisse der Nullserien kann geschlossen werden:

- a) Die Löchergeometrie bietet den Bienen keine wirksame Orientierungshilfe, womit die Beteiligung des frontalen Sehfelds an der Orientierungsleistung am Multiporus vernachlässigt werden kann.
- b) Es besteht keine Bevorzugung eines bestimmten Bandes.
- c) Die Ausrichtung der Löcherreihen beeinflusst die Wahl-tendenzen nicht.
- d) Die Variation der Position der Apparatur in Bezug auf ihre Umgebung erweist sich als eine berechnigte Massnahme: Sie schliesst sowohl die Hilfswirkung von Umgebungsmarken als auch die Hilfswirkung von Belichtungs-unterschieden aus. Letzterer Reizgrösse kommt grössere Bedeutung für das Wahlverhalten der Bienen zu.

3. Markenserien, allgemeine Ergebnisse

3.1. Der Einfluss der Marken, Vergleich mit Nullserien

Wie bereits die Lernkurven zeigten, dienen die an der Innenwand des Einflugszylinders gebotenen Marken den Bienen als wirksame Orientierungshilfe. Die Gesamtergebnisse sind in Abb.16 im Vergleich zu den Nullserien zusammengestellt.

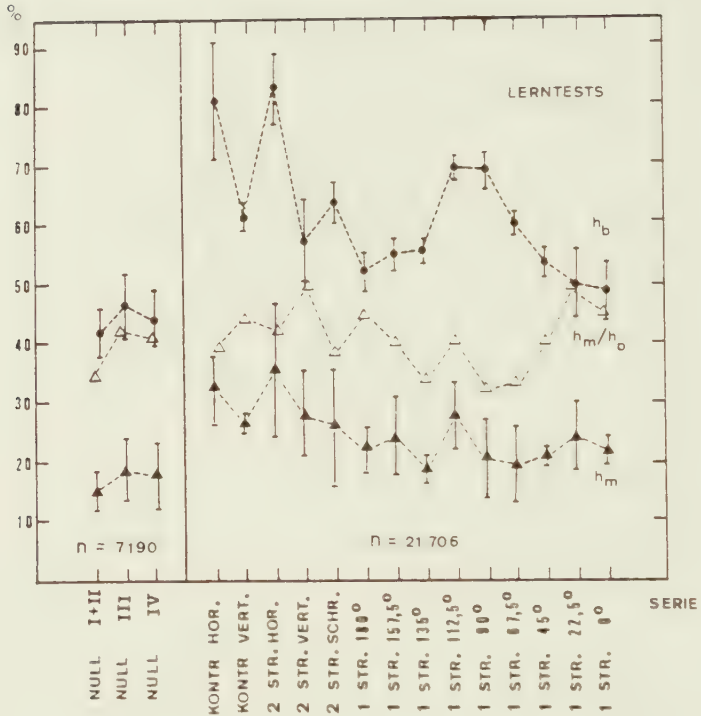


Abb.16: Wahlhäufigkeiten (%) bei den Lerntests aller Serien.
Links: Nullserien.

- Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband*
- ▲ Wahlhäufigkeiten h_m auf die mittlere Parzelle
- △ Der Quotient h_m/h_o (siehe IV.3.4)

Als inter-individuelles Streuungsmass sind die Standardabweichungen angegeben. (Einzeldaten siehe App.I.B,1 - 18.)

* Bei den Nullserien Mittelwert aus h_F und h_6

In allen Fällen sind die Unterschiede gegenüber den bei den Nullserien erzielten Wahlhäufigkeiten statistisch gut gesichert (App.II.C.6). Wie Abb.16 ebenfalls entnommen werden kann, verbessern die verschiedenen Marken die Orientierung der Bienen um deutlich verschiedene Beträge. Nicht nur den verschiedenen Markentypen, sondern auch den verschiedenen Markenpositionen kommt also unterschiedliche Bedeutung für die visuelle Lokalisationsfähigkeit zu. Im einzelnen werden die Befunde im Kapitel IV.4 besprochen.

3.2. Die Bevorzugung des Markenbandes, Vergleich mit Kontrolltests

Der Unterschied gegenüber den Nullserien manifestiert sich auch in der Bevorzugung des Markenbandes gegenüber dem zu diesem senkrecht stehenden Alternativband, das ebenfalls die mittlere Parzelle enthält (Abb.17). Im Unterschied zu den Ergebnissen der Nullserien (siehe IV.2) ist diese Bevorzugung in den meisten Fällen statistisch gut gesichert (App.II.C.3.1). Die wenigen Ausnahmen betreffen solche Dressurmarken, die sich auch aufgrund anderer Untersuchungsergebnisse (siehe IV.4) als wenig reizwirksam erwiesen. Dass diese Bevorzugung der gebotenen Marke zuzuschreiben ist, zeigen die Ergebnisse der Kontrolltests (Tests ohne Marke nach Dressur mit Marke, siehe II.7.2): Hier wird gleichermaßen wie bei den Nullserien keines der Bänder dem anderen vorgezogen (Abb.18). Ergebnisse der statistischen Prüfungen siehe App.II.C.3.2.

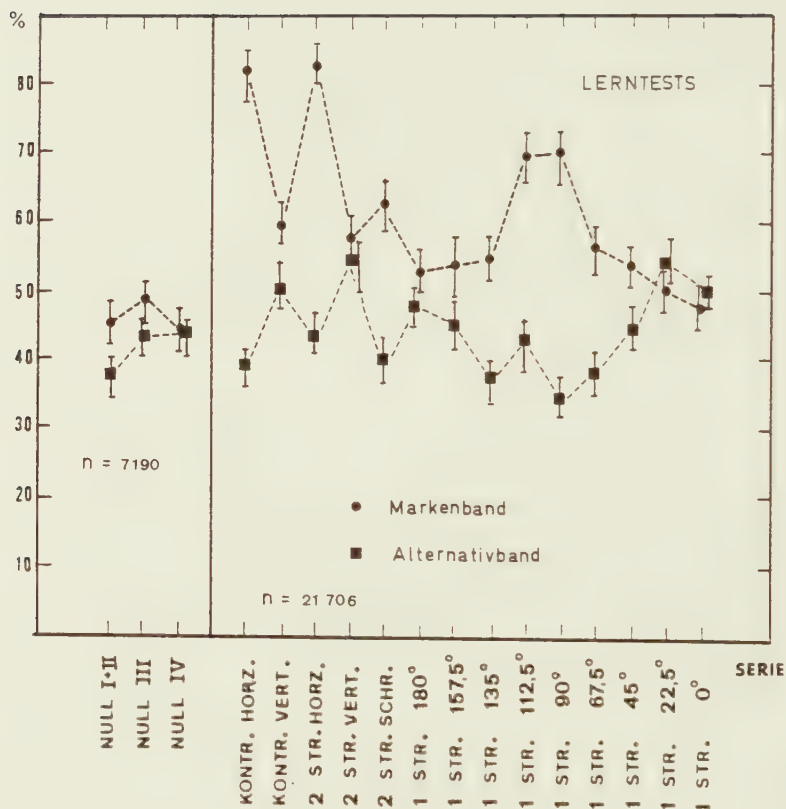


Abb.17: Wahlhäufigkeiten auf das Markenband (●) und auf das senkrecht zu diesem stehende Alternativband (■) bei den Lerntests aller Serien. Kommentar im Text. Streuungsmass: Konfidenzgrenzen für $p = 0,01$.

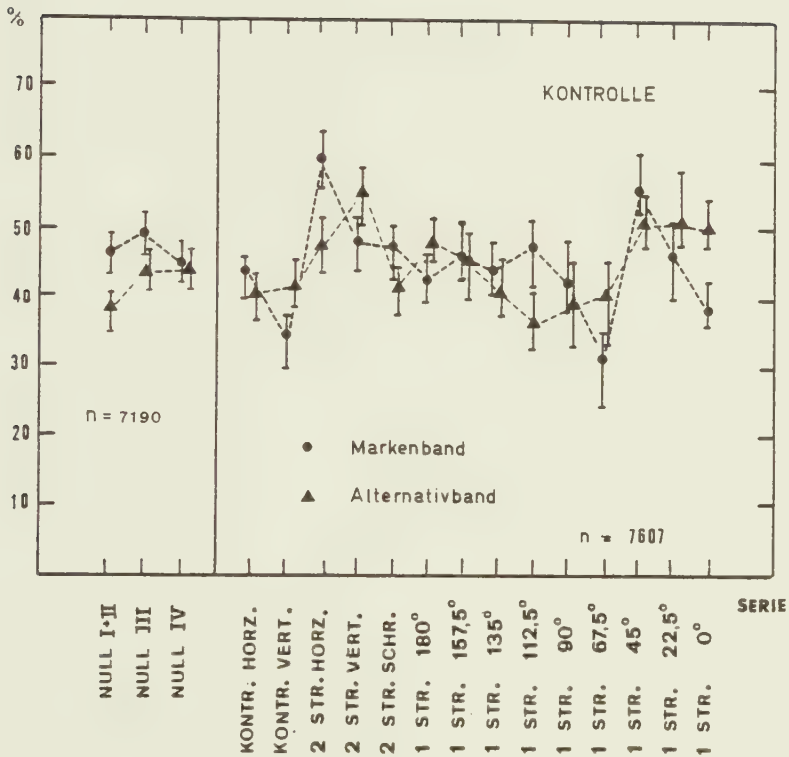


Abb.18: Wahlhäufigkeiten auf das Markenband (●) und auf das senkrecht zu diesem stehende Alternativband (▲) bei den Kontrolltests aller Serien. Kommentar im Text.

Streuungsmaß: Konfidenzgrenzen für $p = 0,01$.

3.3. Resultate der Kontrolltests, Vergleich mit Nullserien und mit Lerntests

Die bei den Kontrolltests erzielten Wahlhäufigkeiten h_m und h_b liegen manchmal höher als die bei den Nullserien erzielten Wahlhäufigkeiten (Abb.19). Die gefundenen Unterschiede sind allerdings in den meisten Fällen statistisch nicht gesichert (App.II.C.7). Sie werden im Kapitel IV.4 detailliert betrachtet und im Kapitel V.1 diskutiert.

Eng verbunden mit diesem Ergebnis ist das Resultat des Vergleichs zwischen den Lerntests und den Kontrolltests der Markenserien. Während die bei den Lerntests der Markenserien erzielten Wahlhäufigkeiten h_m und h_b sehr signifikant höher liegen als bei den Nullserien (App.II.C.6), trifft dies beim Vergleich der Ergebnisse der Lerntests und derjenigen der Kontrolltests nicht in allen Fällen zu (App.II.C.8). Abb.19 zeigt, dass diesem Umstand zwei verschiedene Ursachen zugrunde liegen: a) Bei den Kontrolltests wurden gleichermassen wie bei den Lerntests besonders hohe h_m - und h_b -Werte erzielt, b) bei den Lerntests wurden gleichermassen wie bei den Kontrolltests besonders tiefe Wahlhäufigkeiten erzielt. Die meisten Serien gehören keiner der beiden Kategorien an, weshalb auch keine Korrelation zwischen den Resultaten der Lerntests und den Resultaten der Kontrolltests gefunden werden konnte (Abb.20, App.II.C.33.20, C.33.21, C.33.22 und C.33.23). In die Kategorie (a) fallen die besonders reizwirksamen, in die Kategorie (b) die sehr schwach reizwirksamen Marken (vgl. dazu IV.4 und Diskussion).

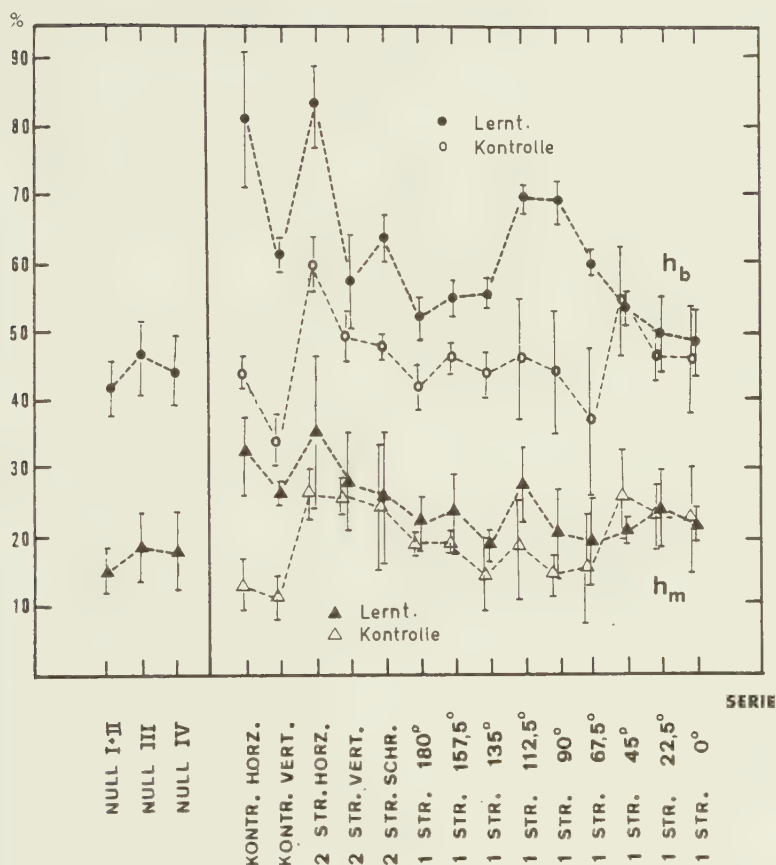


Abb.19: Vergleich der Resultate der Kontrolltests (weisse Symbole) mit den Resultaten der Nullserien (links) und der Lerntests (schwarze Symbole) betreffend der Wahlhäufigkeiten h_b (•, ○) und h_m (▲, △). Kommentar im Text.

Als inter-individuelles Streuungsmass dient die Standardabweichung. Standardfehler siehe App.I.B, 1 - 18. Stichprobengrößen vgl. Abb.17 und Abb.18.

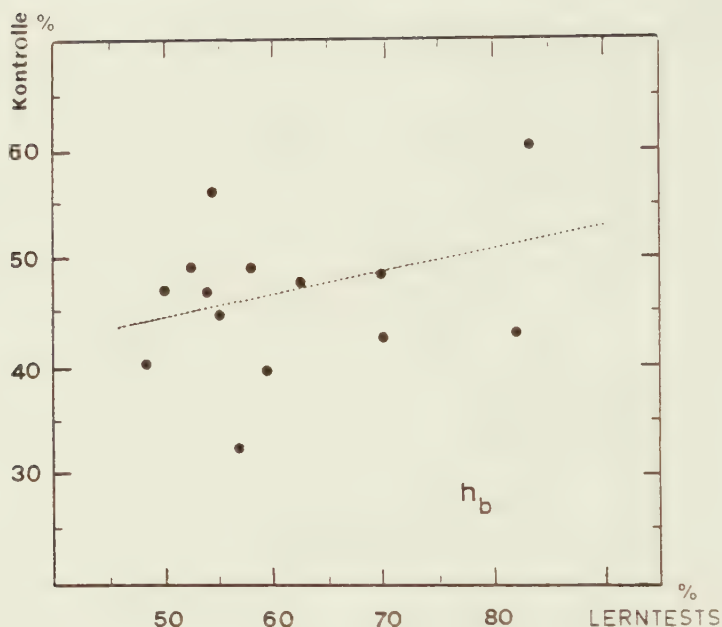


Abb.20: Regression zweiter Art zur Prüfung der Korrelation zwischen den Ergebnissen der Lerntests und der Kontrolltests der Markenserien, 14 Datenpaare.

$r = 0,28$, Signifikanz gegen Null $0,3 < p < 0,4$

Weitere Analysen siehe App.II.C.33.21, 33.22, 33.23.

3.4. h_m , h_b und der Quotient h_m/h_b

Die Wahlhäufigkeiten h_m auf die mittlere Parzelle und h_b auf das Markenband sind streng korreliert (Abb.21). Das Markenband enthält ja auch die mittlere Parzelle. Allerdings ist der Anteil der Entscheidungen auf die mittlere Parzelle innerhalb des Markenbandes, d.h. der Quotient h_m/h_b (mittlere Kurve in der Abb.16, Seite 60) bei den Lerntests aller Serien signifikant grösser als es einer uniformen

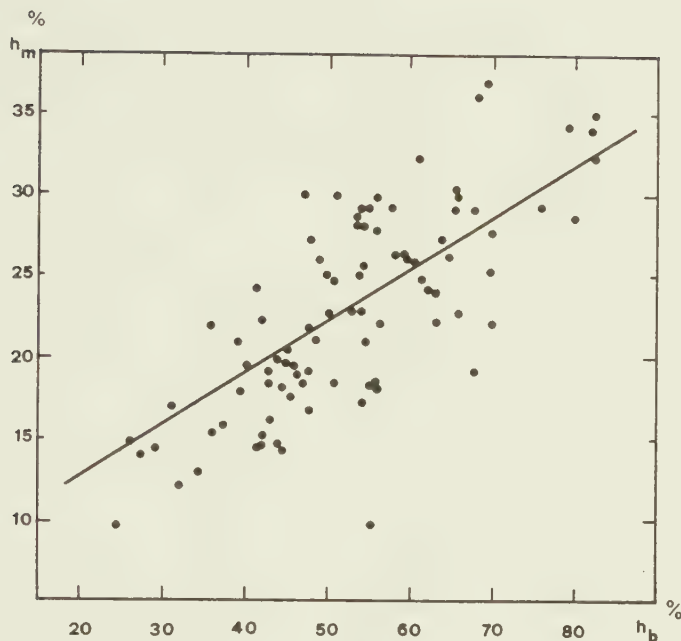


Abb.21: Regression zweiter Art zur Prüfung der Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten h_m auf die mittlere Parzelle und h_b auf das Markenband bei allen Testarten aller Markenserien (91 Datenpaare).

$r = 0,72$, Signifikanz gegen Null $p < 0,001$.

(Weitere Analysen siehe App.II.C.33.1, 33.2, 33.15, 33.16, 33.17, 33.24.)

Verteilung (Wahrscheinlichkeit für $h_m/h_b \cdot p = 0,27$, App.II.C.9.1) entspräche (abb.22). Das gilt auch für die Ergebnisse der meisten Verfolgungstests (App.II.C.9.3), wo die Erwartung für $h_m/h_b \cdot p = 0,36$ beträgt. Abb. 23.A und B zeigen Beispiele dafür anhand der Verfolgungstests bei den Einstreifen-Serien.

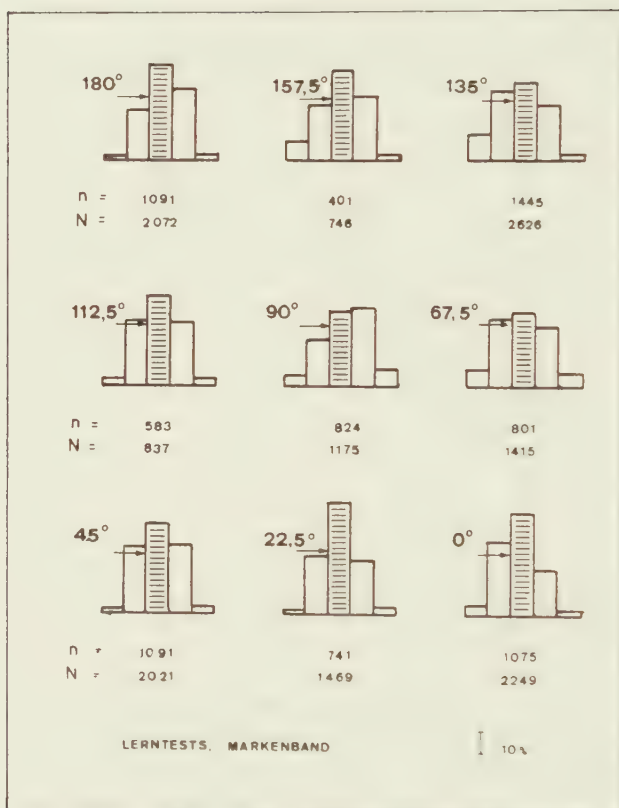


Abb.22: Der Anteil der mittleren Parzelle an den Wahlhäufigkeiten auf das Markenband am Beispiel der Lerntests der Einstreifen-Serien. Der Quotient h_m/h_b wird durch die Höhe der gestreiften Säulen dargestellt. Die Abszissen geben die Position längs des Markenbandes an. Pfeile: Erwartung für h_m/h_b bei uniformer Verteilung innerhalb des Bandes ($p = 0,27$). Ergebnisse der statistischen Prüfungen für alle Serien siehe App.II.C.9.1.

n = Anzahl Entscheidungen auf das Markenband.

N = Anzahl Entscheidungen auf die ganze Löcherplatte.

A

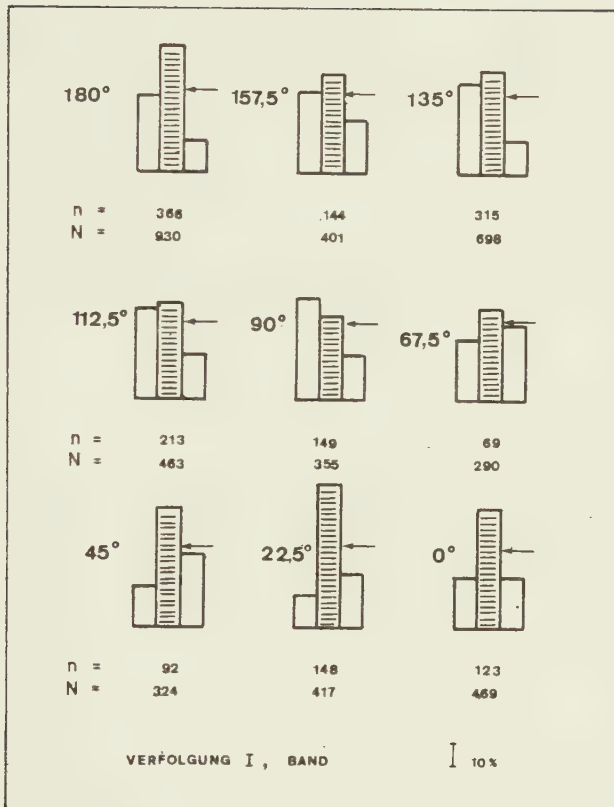


Abb.23.A: Der Anteil der mittleren Parzelle an den Wahlhäufigkeiten auf das Markenband bei den Verfolgungstests I aller Einstreifen-Serien. Der Quotient h_m/h_b wird durch die Höhe der gestreiften Säulen dargestellt. Pfeile: Erwartung für h_m/h_b bei uniformer Verteilung innerhalb des Bandes, $p = 0,36$. Ergebnisse der statistischen Prüfungen für alle Serien siehe App.II.C.9.3.

n = Anzahl Entscheidungen auf das Verfolgungsband
 N = Anzahl Entscheidungen auf die ganze Löcherplatte

B

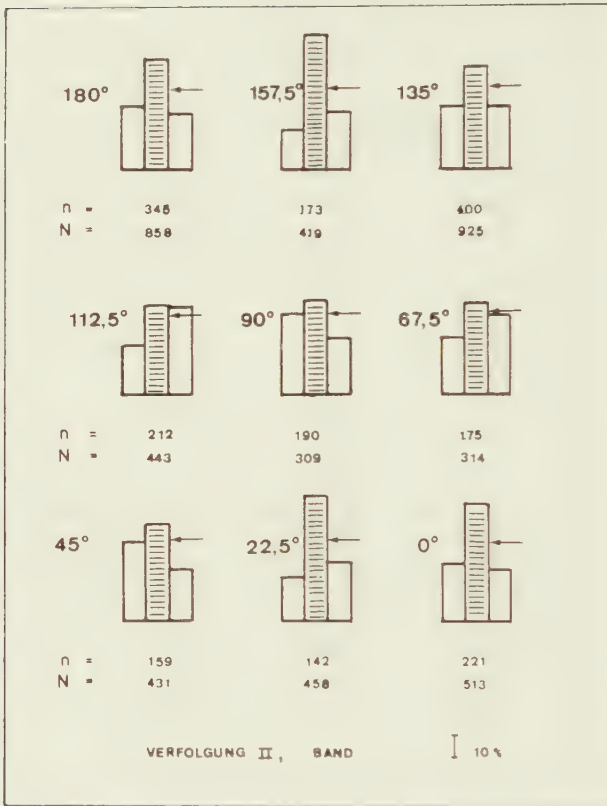


Abb.23.B: Der Anteil der mittleren Parzelle an den Wahlhäufigkeiten auf das Markenband bei den Verfolgungstests II aller Einstreifenserien. Uebrigere Erläuterungen wie Abb.23.A.

Abb.16 (Seite 60) zeigt anhand der Ergebnisse der Lerntests, dass h_m/h_b oft grösser wird, wenn h_b sinkt (und umgekehrt). Das ist auch bei den Verfolgungstests der Fall (Abb.24). Allerdings sind die Quotienten h_m/h_b mit den Wahlhäufigkeiten h_b nicht korreliert (Tab.3 und App.II.C.33.5, C.33.6, C.33.25). Dieses Ergebnis und auch die Bevorzugung der mittleren Parzelle innerhalb des Bandes (Abb.22, Abb.23.A und B) lassen schliessen, dass die Wahl der mittleren Parzelle eine zusätzliche Leistung ist, die über die Lokalisation des Markenbandes hinausgeht. Es ist deshalb notwendig, die Wahlhäufig-

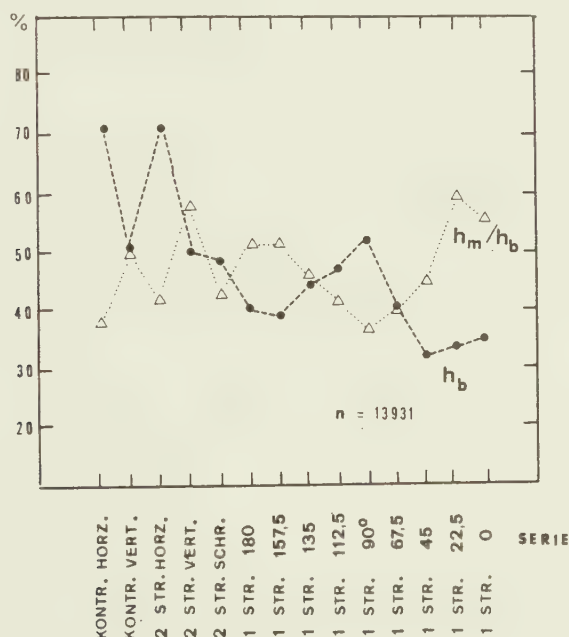


Abb.24: Die erzielten Wahlhäufigkeiten h_b (●) auf das Verfolgungsband im Mittel der Verfolgungsversuche I+II bei allen Markenserien und die entsprechenden Werte h_m/h_b (△). Kommentar im Text.

Testart	r	Signifikanz gegen Null	n
Markenserien, Lerntests	0,26	0,3 < p < 0,4	14
Marken- und Nullserien, Lerntests	0,15	0,5 < p < 0,6	17
Markenserien, Kontrolle	0,43	0,1 < p < 0,2	14

Tab.3: Korrelationsanalyse $h_m/h_b - h_b$ (Details App.II.33).

r = Korrelationskoeffizient

n = Anzahl Datenpaare

keiten h_m auf die mittlere Parzelle gesondert zu betrachten, was im Kapitel IV.4 (Spezielle Ergebnisse) und im Kapitel 4 der Diskussion geschehen soll. Beim Vergleich der Reizwirksamkeiten der gebotenen Marken wird (gleichermassen wie bei der Beurteilung der Lernkurven, siehe III.A.3.2) der jeweilige h_b -Wert (Wahlhäufigkeiten auf das Markenband) betrachtet.

3.5. Allgemeine Resultate der Verfolgungstests

Obwohl von den Ergebnissen der Verfolgungstests auch im speziellen Teil (Kapitel IV.4) noch die Rede sein muss, gilt folgende Aussage allgemein für alle Markenserien: Die Resultate der Verfolgungsversuche sind mit den Resultaten der Lerntests streng korreliert (App.II.C.33.7, C.33.8, C.33.9, C.33.11, C.33.12 und C.33.13). Das lässt sich sowohl für die Wahlhäufigkeiten h_m auf die mittlere Parzelle (Abb.25) als auch für die Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband (Abb.26) bestätigen.

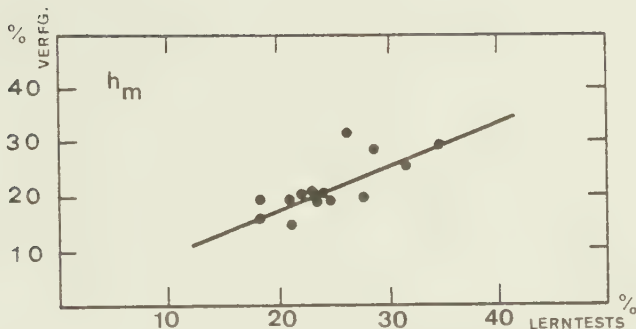


Abb.25: Regression zweiter Art der Wahlhäufigkeiten h_m bei den Lerntests und bei den Verfolgungstests (Mittel aus Verfolgung I und II) bei den Markenserien, 14 Datenpaare.

$r = 0,84$, Signifikanz gegen Null $p < 0,001$

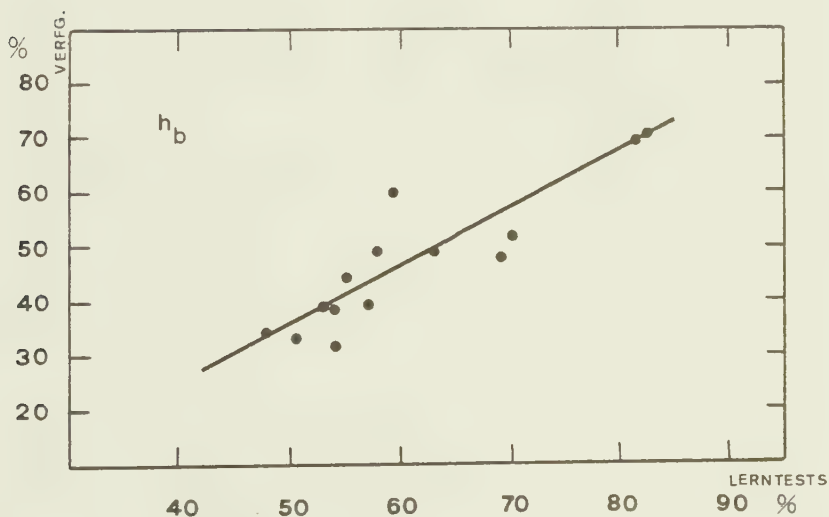


Abb.26: Regression zweiter Art der Wahlhäufigkeiten h_b bei den Lerntests und bei den Verfolgungstests (Mittel aus Verfolgung I und II) bei den Markenserien, 14 Datenpaare.

$r = 0,93$, Signifikanz gegen Null $p < 0,001$

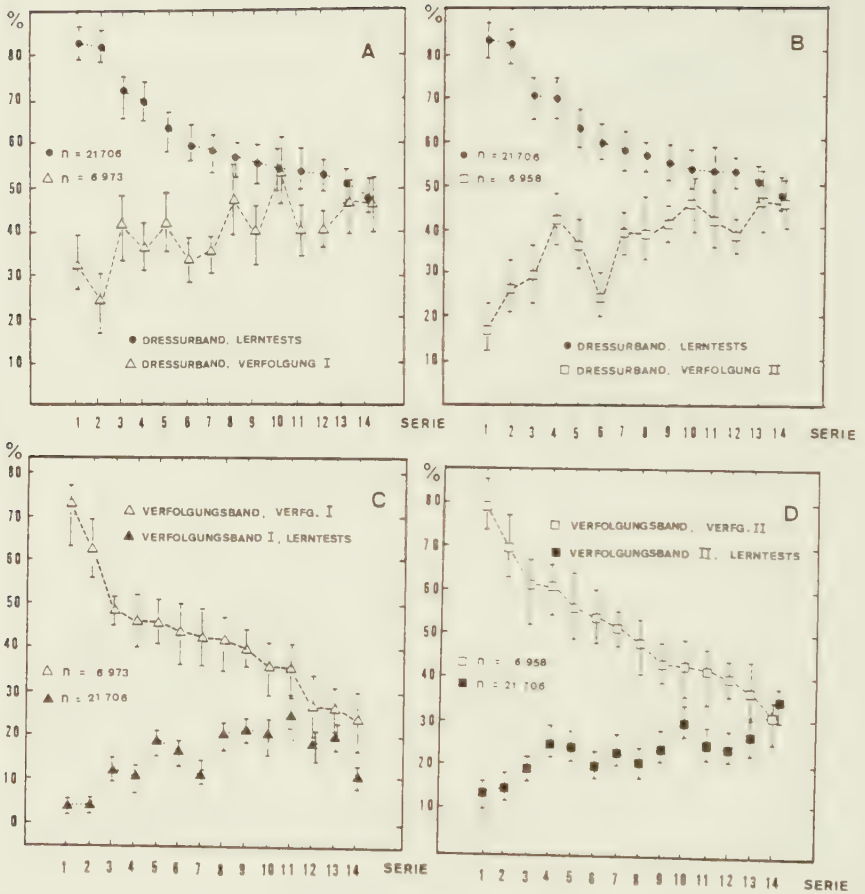


Abb.27: Die Auswirkung der Versetzung der Marke (Verfolgung I und II) auf die erzielten Wahlhäufigkeiten. Die Rangordnung 1 - 14 (Abszisse) betrifft h_b als Mass für die Reizwirksamkeit der Marke. In Abhängigkeit von dieser Reizwirksamkeit verliert das ursprüngliche Markenband an Bedeutung, wenn die Marke einen Positionswechsel erfahren hat (A und B), während das verfolgte Band gleichzeitig an Bedeutung gewinnt (C und D).

Benennung der Serien 1 - 14 und statistische
Prüfung siehe App.II.C.10.

Streuungsmaß: Konfidenzgrenzen für $p = 0,01$

Der Erfolg der Verfolgungstests ist demnach, gleichermassen wie der Erfolg der jeweiligen Dressur, ein sehr brauchbares Kriterium bei der Beurteilung der Reizwirksamkeit der gebotenen Marke: Je reizwirksamer die Marke, desto besser wird sie verfolgt. Abb.27 belegt diesen Befund: Je genauer die Lokalisation des Markenbandes bei den Lerntests ist, desto niedriger fallen die Wahlhäufigkeiten zugunsten dieses Bandes aus, wenn die Marke in eine andere Position versetzt wird (Abb.27.A und B). Gleichzeitig werden auf das verfolgte Band, das bei den Lerntests selten gewählt worden ist, höhere Wahlhäufigkeiten erzielt, und zwar in dem Maß höher, in dem sich die Marke bereits im ursprünglichen Markenband als reizwirksam erwiesen hatte (Abb.27.C und D).

4. Markenserien, spezielle Ergebnisse

Wie die vorhergehenden allgemeinen Betrachtungen zeigen, kommt den verschiedenen Marken und Markenkongstellationen unterschiedliche Reizwirksamkeiten zu. Im folgenden sollen diese Unterschiede in Abhängigkeit von den Reizparametern der gebotenen Marken näher betrachtet werden.

4.1. Kontrastgrenzen-Serien

Bei diesen Serien wurden Doppelmarken in Form zweier gegenüber liegender Kontrastgrenzen geboten. Bei der einen Serie erfasste die Doppelmarke das horizontale Band F, wobei die untere Hälfte des Zylinders schwarz erschien (Kontrastgrenzen in den Positionen $+90^\circ$ und -90°), bei der zweiten Serie erfasste die Doppelmarke das vertikale Band 6, wobei die schwarze Hälfte des Zylinders rechts lag (Kontrastgrenzen in den

Positionen 0° und 180°). Die Situation ist in Abb.6 (Seite 30) dargestellt.

4.1.1. Lerntests

Abb.28.A und B zeigen die Resultate der Lerntests. Die Unterschiede zwischen den Ergebnissen beider Serien sind statistisch sehr gut gesichert (App.II.C.12.1): Die horizontale Doppelmarke bietet eine viel bessere Orientierungshilfe als die vertikale Doppelmarke. Da sich die

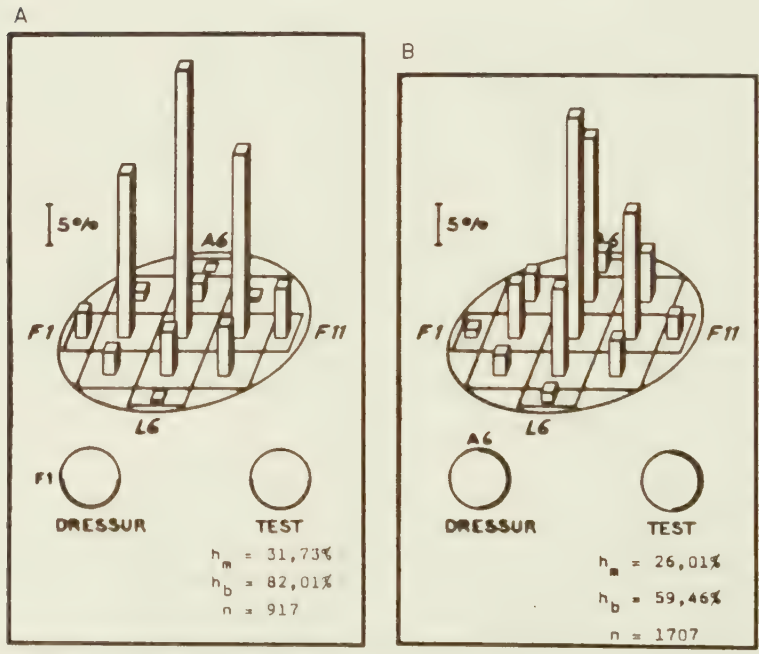


Abb.28: Verteilung der Entscheidungen bei den Lerntests der horizontalen Kontrastgrenzenseerie (A) und der vertikalen Kontrastgrenzenseerie (B).

beiden Doppelmarken allein in der Sehfeldposition unterscheiden, kann man schliessen, dass nicht alle Sehfeldpositionen gleichwertig sind.

4.1.2. Kontrolltests

Der Vergleich der Resultate der Kontrolltests (Tests ohne Marke nach Dressur mit Marke) mit den Resultaten der Lern-tests (Tab.4 und Abb.19) zeigt sehr eindrücklich, in welchem Mass die Marke von den Bienen als Orientierungshilfe benutzt wird.

	Kontrastgrenze hor.		Kontrastgrenze vert.	
	Lerntests	Kontrolle	Lerntests	Kontrolle
h_m	31,73%	14,02%	26,01%	12,42%
h_b	82,02%	43,42%	59,46%	34,53%

Tab.4: Vergleich der Resultate der Lern-tests mit den Resultaten der Kontrolltests bei beiden Kontrastgrenzen-serien. Mittelwerte und Streuungen siehe App.I.B,4-5 und Abb.19 (Seite 65).

Die Unterschiede sind statistisch sehr gut gesichert (App.II. C.8). Im Gegensatz zu den Lern-tests (siehe IV.3.1) unterscheiden sich die Ergebnisse der Kontrolltests dieser Serien von den Ergebnissen der Nullserien nicht signifikant (App.II. C.7). Auffallend ist jedoch, dass die Kontrolltests der Horizontalserie gleichermassen wie die Lern-tests besser

ausfallen als die Kontrolltests der Vertikalserie, was für h_b (nicht jedoch für h_m) statistisch gesichert ist (App.II. 12.2). Siehe dazu Kapitel 1 der Diskussion.

4.1.3. Verfolgungstests

Wird die Marke beim Test in einer anderen Sehfeldposition geboten (bei der Horizontalmarke höher oder tiefer, bei der Vertikalmarke links oder rechts vom Dressurband), wählen die Bienen bevorzugt das neue Markenband und nicht mehr das Dressurband. Abb.29 zeigt die Resultate der Verfolgung nach unten bei der Horizontalserie (A) und der Verfolgung nach rechts bei der Vertikalserie (B).

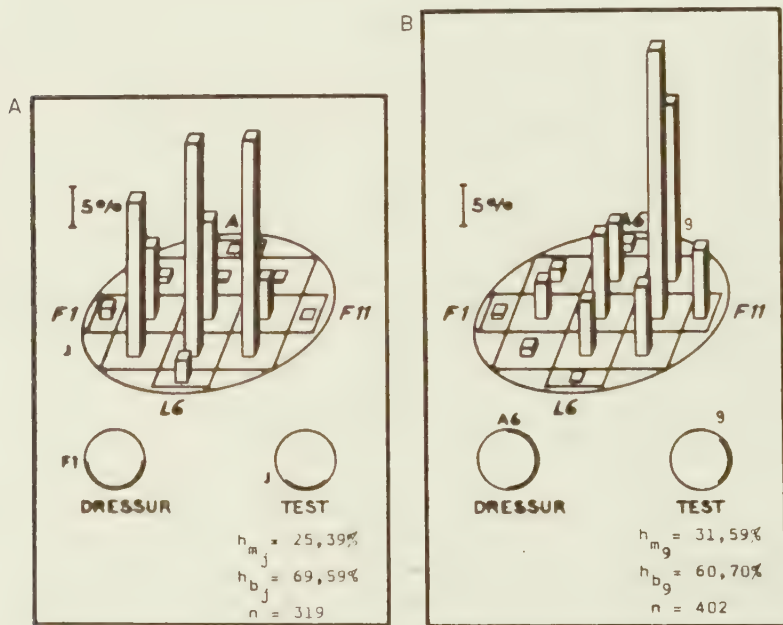


Abb.29: Die Verteilung der Entscheidungen bei Verfolgungstests: Horizontale Kontrastgrenzen (A) und vertikale Kontrastgrenzen (B). Einzelheiten siehe App.I.B.4-5.

Die zweite Verfolgungsart (siehe II.7.3) gelang bei den Kontrastgrenzenserien weniger gut, weil die dabei sehr stark vergrösserte Schwarzfläche das Innere des Zylinders verdunkelte (siehe App.I.B.4-5).

Das neue Markenband bei den Verfolgungstests hat nur eines mit dem Dressurband bei den Lerntests gemeinsam: Es ist das Band der Sehfeldpositionsgleichheit (siehe III.A.1.4). Daraus kann man schliessen, dass die Marke sehfeldspezifisch wirkt. Dieses Ergebnis wird im folgenden immer wieder bestätigt. Es wird stark von dem unter IV.3.5 erwähnten Befund unterstützt, dass die Verfolgungstests umso besser gelingen, je besser die Lerntests ausgefallen sind.

4.1.4. Kontrastumpolung

Diese Untersuchung gelang nur bei den Kontrastgrenzenserien. Bei den Streifenserien misslang sie aus dem gleichen Grund, der oben im Zusammenhang mit der zweiten Art der Verfolgungstests bei den Kontrastgrenzenserien erwähnt wurde: Die Lichtverhältnisse hatten sich innerhalb des Anflugszylinders im Vergleich zur Dressursituation zu stark verändert.

Bei den Versuchen dieser Gruppe blieb die Lage der Kontrastgrenzen unverändert, die Vorzeichen der Helligkeitsverteilung wurden jedoch umgekehrt: Bei der Horizontalserie wurde diesmal oben schwarz und unten weiss, bei der Vertikalserie links schwarz und rechts weiss geboten.

Die Umpolung des Kontrasts bewirkte in beiden Serien einen Zusammenbruch der Orientierung (Abb.30). Die Unterschiede zwischen den Resultaten dieser Versuche und den Resultaten der Lerntests sind statistisch sehr gut gesichert (App.II.C.16). Diese Ergebnisse bestätigen die Resultate einer früheren Arbeit

(LEHRER, 1977): Wie dort wird wiederum geschlossen, dass eine Kontrastgrenze nicht unabhängig von ihrer Polarität reiz-wirksam ist. In dieser Hinsicht unterscheidet sich die Seh-leistung im nicht-frontalen Sehfeld nicht von der im fron-talen Sehfeld.

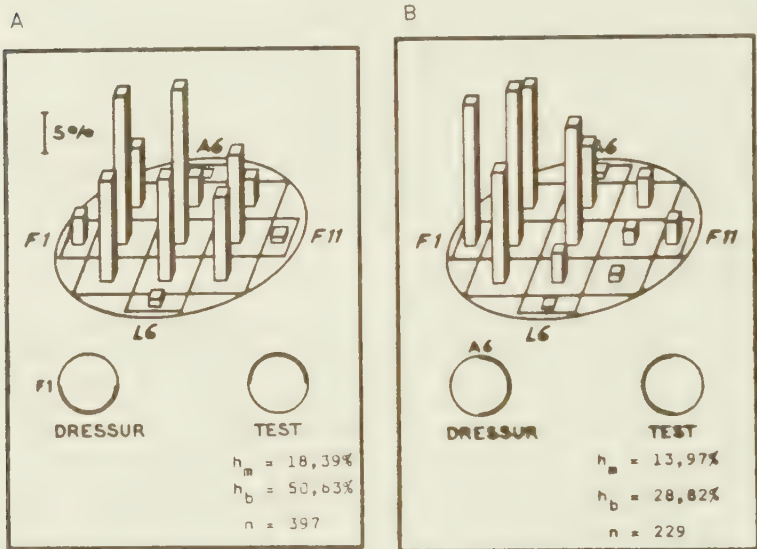


Abb.30: Verteilung der Entscheidungen bei Kontrastumpolung:

A. Kontrastgrenzen horizontal,

B. Kontrastgrenzen vertikal.

Die Verschlechterung der Orientierung gegenüber den Lerntests (Abb.28, Seite 76) ist statistisch sehr gut gesichert (App.II.C.16).

4.2. Zweistreifen-Serien

Bei diesen Serien wurde wiederum eine Doppelmarke geboten, d.h. zwei Marken, die sich wie bei den Kontrastgrenzen-Serien jeweils genau gegenüber lagen. Diesmal handelte es sich jedoch um zwei Streifen, deren Länge der Tiefe des Zylinders entsprach und deren Breite 6cm betrug (Sehwinkel α vom Belohnungsloch aus gesehen $\alpha = 11^\circ$). Es wurden drei solche Serien durchgeführt:

- Streifen in Pos. $+90^\circ$ / -90° (Markenband horizontal)
- Streifen in Pos. 45° / 225° (Markenband schräg)
- Streifen in Pos. 0° / 180° (Markenband vertikal)

(Siehe Abb.7, Seite 31)

Bei der Schrägserie wurde die räumliche Ausrichtung der Löcher der Position der Marke angepasst (siehe III.A.1.4).

4.2.1. Lerntests

Die Ergebnisse der Lerntests (Abb.31.A, B und C) zeigen, dass Horizontalmarken reizwirksamer sind als Vertikalmarken. Auch hier sind die Unterschiede statistisch sehr gut gesichert (App.II.C.13). Die Schrägmarke nimmt eine Zwischenstellung ein, was jedoch nur das Markenband, nicht die mittlere Parzelle betrifft (siehe Abb.40, Seite 96).

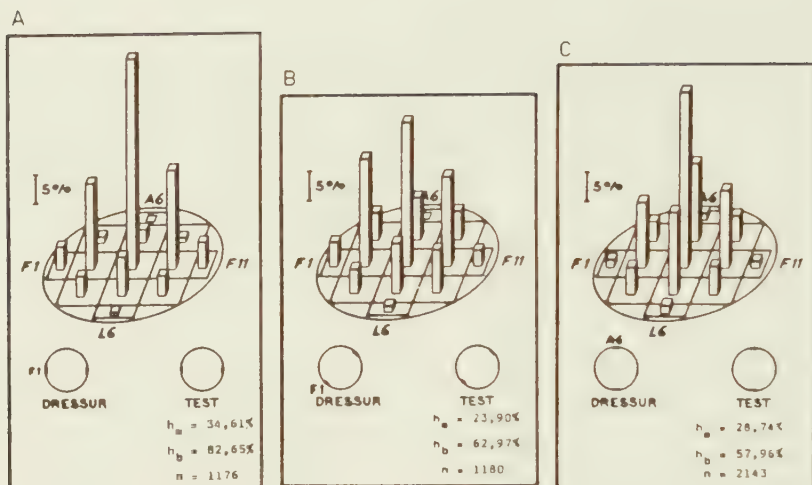


Abb.31: Ergebnisse der Lerntests bei den Zweistreifen-Serien:

- A. Markenband horizontal
- B. Markenband schräg
- C. Markenband vertikal

Der Vergleich mit den Ergebnissen der Kontrastgrenzen-Dressuren (4.1.1) ergibt, dass Streifen und Kontrastgrenzen sehr ähnliche Reizwirksamkeiten ausüben (App.II.C.14.1 und C.15.1, siehe auch Abb.79 im Kapitel 4 der Diskussion). Das gilt für den Vergleich sowohl der beiden Horizontalserien als auch der beiden Vertikalserien (Abb.32).

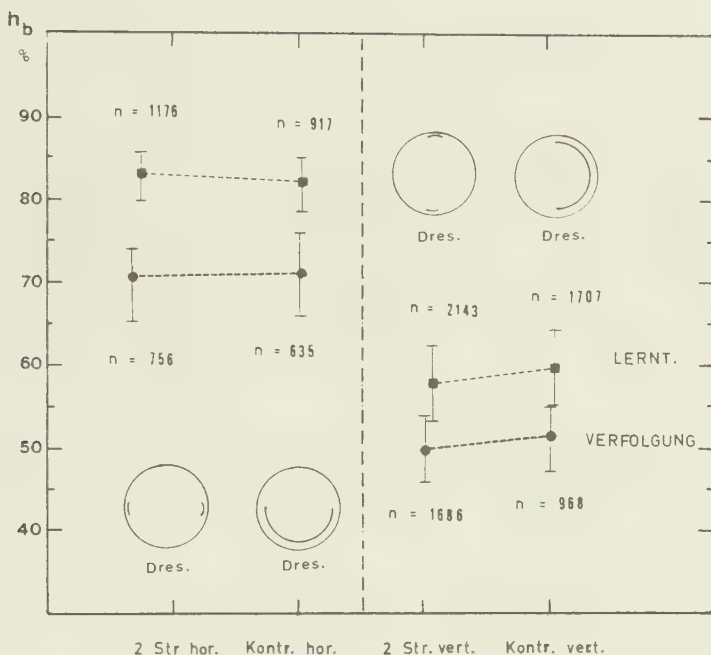


Abb.32: Vergleich der Ergebnisse der Lerntests (■) und der Verfolgungstests (●, siehe 4.2.3) bei den Horizontalserien (links) und Vertikalserien (rechts). Die Marken sind entweder Kontrastgrenzen oder Streifen. Konfidenzgrenzen bei $p = 0,01$.

4.2.2. Kontrolltests

Die Resultate der Kontrolltests (Abb.33) verdeutlichen wiederum den Einfluss der Marken auf die Orientierung der Bienen. Tab.5 stellt sie den Ergebnissen der Lerntests (4.2.1) gegenüber. Die statistische Prüfung findet sich im App.II.C.8.

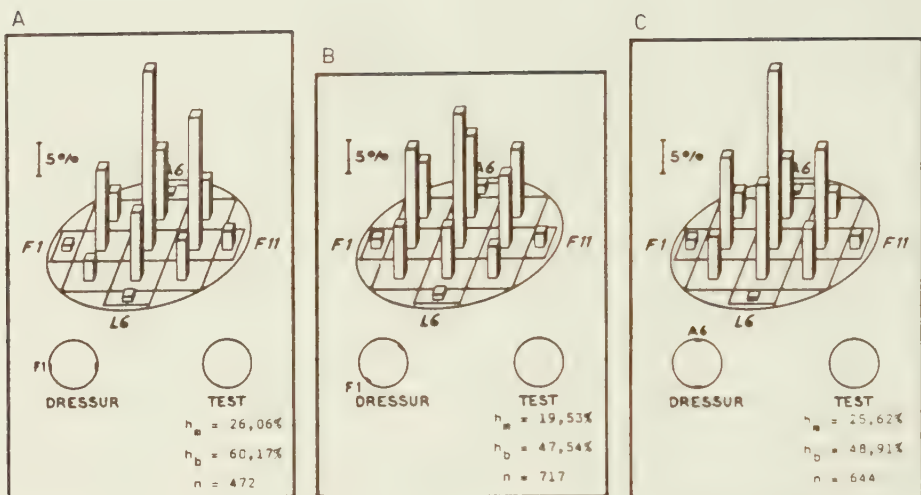


Abb.33: Ergebnisse der Kontrolltests bei den Zweistreifen-Serien:

- A. Horizontalserie
- B. Schrägserie
- C. Vertikalserie

Im Gegensatz zu den Kontrastgrenzen-Serien ergeben sich hier bei den Kontrolltests signifikant bessere Orientierungsleistungen als bei den Nullserien (App.II.C.7 und Tab.5). Obwohl die Reizwirksamkeit von Streifen und von Kontrastgrenzen vergleichbar ist (siehe 4.2.1), wirkt sich das Entfernen der Marke nach erfolgter Dressur unterschiedlich aus: Die Bienen sind bei den Kontrolltests der Zweistreifen-

Serie		Lerntests	Kontrolle	Nullserien I+II
Horizontal,	h_m	34,61%	26,06%	14,63%
	$h_b(F)$	82,65%	60,17%	46,45%
Schräg,	h_m	23,90%	19,53%	14,63%
	$h_b(F)$	62,97%	47,54%	42,39% ($\bar{m}$)
Vertikal	h_m	28,74%	25,62%	14,63%
	$h_b(6)$	57,96%	48,91%	38,33%

Tab.5: Vergleich der Ergebnisse der Lerntests mit den Ergebnissen der Kontrolltests und Vergleich zwischen den Kontrolltests und den Nullserien. Statistische Prüfungen App.II.C.7 und C.8.

Horizontalserie signifikant besser orientiert als bei den Kontrolltests der Kontrastgrenzen-Horizontalserie, was sowohl für die mittlere Parzelle (h_m) als auch für das Markenband (h_b) zutrifft. Das gleiche gilt für die Kontrolltests beider Vertikalserien (App.II.C.14.2 und C.15.2).

Der Unterschied zwischen Lernsituation und Kontrollsituation, bei der die Marke fehlt, ist natürlich bei den Kontrastgrenzen-Serien viel grösser als bei den Zweistreifen-Serien. Die neue Reizsituation erzeugt bei den Bienen eine deutliche Verwirrung, die sich in einer grösseren Desorientierung manifestiert. Diese Verwirrung kommt auch in der

Frequenz der Austritte (siehe Seite 47) während des Tests (Tab.6) zum Ausdruck, aber auch in den erzielten Wahlhäufigkeiten h_m und h_b .

	Kontrollversuche	
	Kontrastgrenzen	Zwei Streifen
Anzahl Entscheidungen n	1275	1116
Anzahl Austritte A	127	65
n/A	10,0	17,2
$p < 0,0005$		

Tab.6: Anzahl Entscheidungen pro Anzahl Austritte (n/A) bei den Kontrolltests der Kontrastgrenzen-Serien und den Zweistreifen-Serien. Die veränderte Reizsituation (Fehlen der Marken) bewirkt nach Dressur auf Kontrastgrenzen eine signifikant höhere Austrittsfrequenz als nach Dressur auf zwei Streifen ($p < 0,0005$, χ^2 -Test). Zur Auswertung der Austritte siehe auch Kapitel IV.10.

4.2.3. Verfolgungstests

Abb.34.A, B, Abb.35.A, B und Abb.36.A, B zeigen die Ergebnisse der Verfolgungstests nach oben und nach unten bei der Horizontalserie, nach rechts und nach links bei der Vertikalserie sowie nach schräg-oben und nach schräg-unten bei der Schrägserie. Der Vergleich mit den Ergebnissen der Lerntests (Abb.31) und den Resultaten der Kontrolltests (Abb.33) erlaubt auch ohne statistische Analyse (App.II.C.10) die bereits unter 4.1.3 gezogene Schlussfolgerung, dass die Marken sehfeldspezifisch wirksam sind.

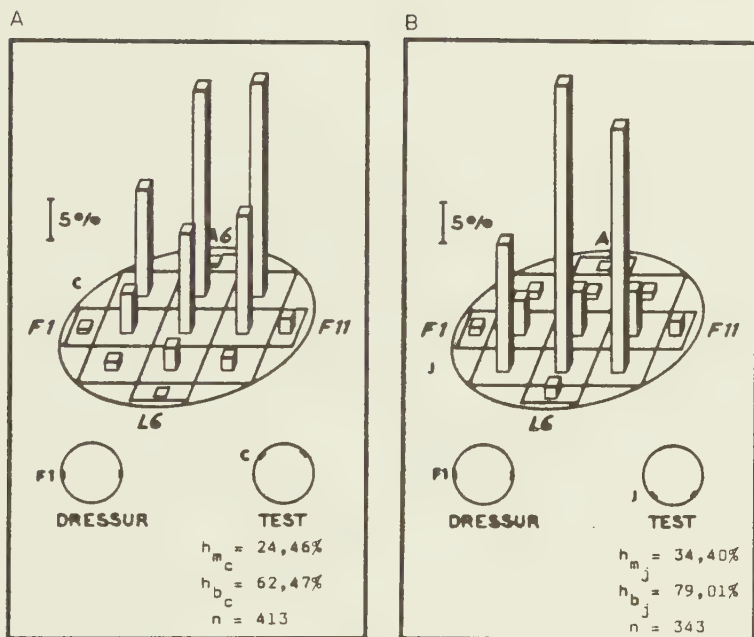
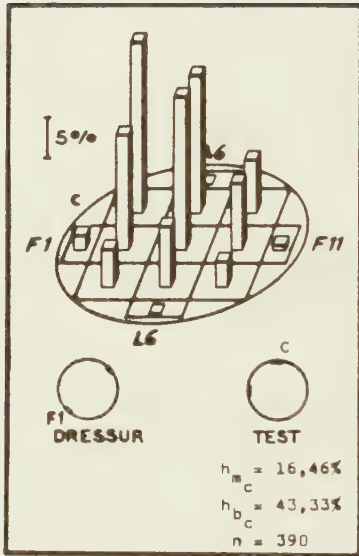


Abb.34: Ergebnisse der Verfolgungstests bei der Zwei-streifen-Horizontalserie:

- A. Verfolgung I (Marke um eine Bandbreite nach oben versetzt).
- B. Verfolgung II (Marke um den gleichen Betrag nach unten versetzt).

A



B

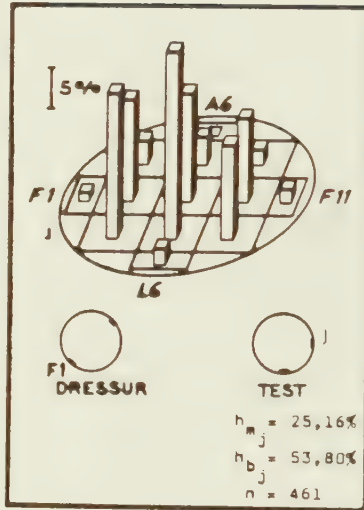


Abb.35: Ergebnisse der Verfolgungstests bei der Zweistreifen-Schrägserie:

- A. Verfolgung I (Marke um eine Streifenbreite nach oben-links versetzt).
- B. Verfolgung II (Marke um den gleichen Betrag nach unten-rechts versetzt).

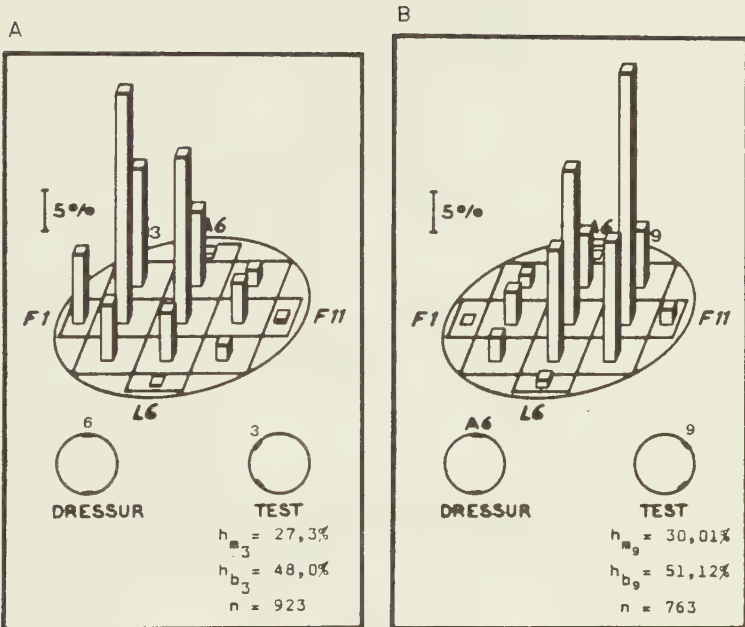


Abb.36: Ergebnisse der Verfolgungstests bei der Zweistreifen-Vertikalserie:

- A. Verfolgung I (Marke um eine Bandbreite nach links versetzt).
- B. Verfolgung II (Marke um den gleichen Betrag nach rechts versetzt).

Zwischen den Verfolgungen nach rechts und links wurden bei der Vertikalserie von vornherein keine Unterschiede erwartet. Bei der Horizontalserie fallen die Resultate der Verfolgung nach unten besser aus als die der Verfolgung nach oben, was jedoch statistisch nicht gesichert ist (siehe App.II.C.11). Auch bei der Schrägserie wurde das schräg nach unten versetzte Markenband besser verfolgt als das schräg nach oben versetzte Band, was ebenfalls statistisch nicht gesichert ist. Siehe auch 4.3.3.

Die Korrelation zwischen den Ergebnissen der Verfolgungstests und den Ergebnissen der Lerntests wurde bereits unter 3.5 erwähnt. Dementsprechend ergeben die Verfolgungstests bei der Horizontalserie bessere Orientierungsleistungen als bei der Vertikalserie (siehe im App.II.C.10 Abb.89.C und 89.D). In Uebereinstimmung mit den unter IV.4.2.1 dargestellten Ergebnisse des Vergleichs zwischen den Resultaten der Kontrastgrenzen-Serien und der Zweistreifen-Serien sind auch die Ergebnisse der Verfolgungsversuche bei der horizontalen Zweistreifen-Serie gleich gut wie bei der horizontalen Kontrastgrenzen-Serie und die Ergebnisse der vertikalen Zweistreifen-Serie gleich gut wie die Ergebnisse der vertikalen Kontrastgrenzen-Serie (Abb.32, Seite 83).

4.2.4. Zerlegungstests

Während bei den Kontrastgrenzen-Serien (4.1) a priori angenommen werden konnte, dass die rechte und die linke Kontrastgrenze gleichermassen reizwirksam sind, liess sich die Frage nach möglichen Unterschieden zwischen den Reizwirksamkeiten der oberen und der unteren Kontrastgrenze anhand dieser Serien nicht beantworten. Im Gegensatz zu den Kontrastgrenzen-Serien konnte bei den Zweistreifen-Serien jede der beiden Komponenten der Doppelmarke beim Test einzeln geboten werden ("Zerlegung" der Marke), was der Untersuchung der obengenannten Frage dienen sollte.

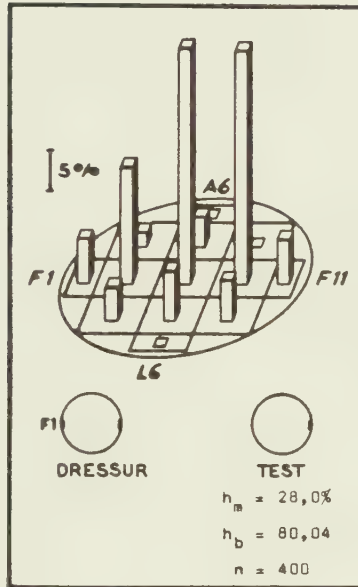


Abb.37: Zerlegung bei der horizontalen Zweistreifen-Serie:
Beim Test wird der rechte Streifen allein geboten
(Tests mit dem linken Streifen siehe App.I.B.6)
Vergleiche Abb.31.A, Seite 82.

Abb.37 zeigt die Ergebnisse dieser Versuche bei der Horizontalserie, Abb.38.A und B bei der Schrägserie und Abb.39. A und B bei der Vertikalserie.

Bei der Horizontalserie bestehen zwischen rechts und links gebotenen Streifen erwartungsgemäss keine Unterschiede (App.II.C.17.1.3).

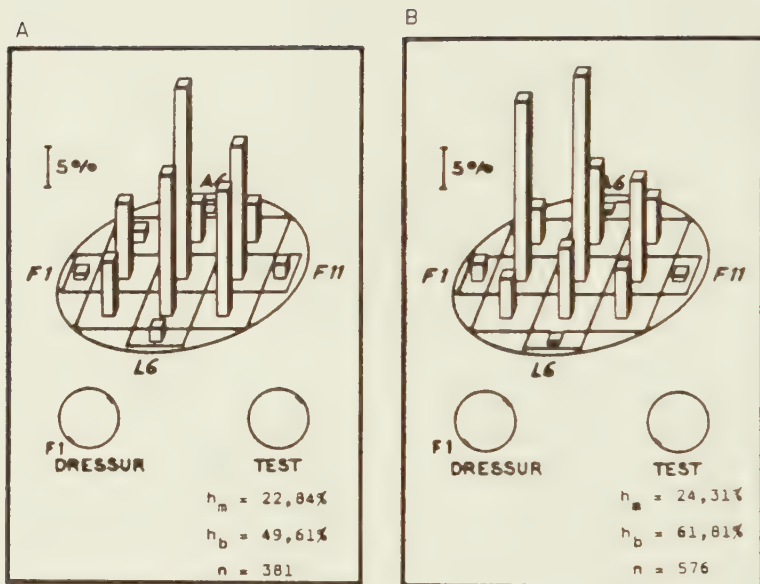


Abb.38: Zerlegung bei der schrägen Zweistreifen-Serie:

- A. Der schräg-oben liegende Streifen wird allein geboten.
- B. Der schräg-unten liegende Streifen wird allein geboten.

Vergleiche Abb.31.B, Seite 82.

Bei der Schrägserie scheint der untere Streifen, bei der Vertikalserie der obere Streifen etwas reizwirksamer zu sein als der jeweilige Alternativstreifen, was jedoch statistisch nicht gesichert ist (App.II.C.17.2.3, C.17.3.3). In 5 der 6 Zerlegungsversuche sind die Bienen nicht schlechter als bei den Lerntests (Abb.31, Seite 82) orientiert. (App.II.C.17.1.1, C.17.1.2, C.17.2.1, C.17.2.2, C.17.3.1, C.17.3.2). Die einzige Ausnahme bildet der Versuch mit einem Streifen unten bei der Vertikalserie (Abb.39.B):

Hier wurde zwar nicht die mittlere Parzelle, wohl aber das Markenband weniger häufig gewählt als bei den Lern-tests (Abb.31.C, Seite 82).

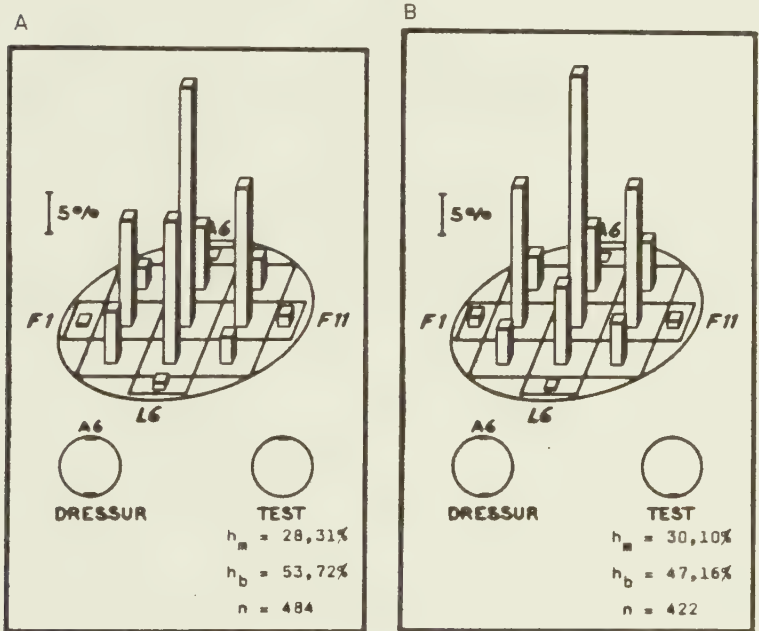


Abb.39: Zerlegung bei der vertikalen Zweistreifen-Serie:

- A. Der obere Streifen wird allein geboten.
 - B. Der untere Streifen wird allein geboten.
- Vergleiche Abb.31.C.

Allerdings bemerken die Bienen auch bei der Horizontal- und bei der Schrägserie das Fehlen des einen Streifens: Sie bevorzugen jene Seite des Markenbandes, die näher beim gebotenen Einzelstreifen liegt. Doch wirkt sich das auf

die erzielten Wahlhäufigkeiten h_m und h_b kaum aus.

Das Ergebnis, dass sich die Orientierung der Bienen bei Entfernung eines der beiden Streifen nicht verschlechtert, lässt darauf schliessen, dass die Bienen während der Dressur mehr lernen als nur auf die Marke zu achten. (Vgl. dazu Kapitel 1 der Diskussion.) Folgender Spezialversuch bestätigte diesen Verdacht: Eine neue Bienenschar wurde auf einen Streifen dressiert, der wie bei den Zweistreifen-Serien 6cm breit war, in Position 90° (Markenband horizontal). Im Test (siehe App.I.B.9, S.69) waren die Bienen auf statistisch gesicherte Weise schlechter orientiert als bei der genau gleichen Marke (Abb.37, Seite 91), die im Test nach Dressur auf zwei Streifen geboten wurde (App. II.C.30).

Als wichtigstes Ergebnis der Zerlegungsversuche kann jedoch gelten, dass die Marken sowohl im oberen als auch im unteren Sehfeld ähnlich schwache Reizwirksamkeiten ausüben. Die in 4.1.1 und in 4.2.1 gefundenen Unterschiede zwischen horizontal und vertikal gebotenen Marken gehen demnach auf das Konto der schwächeren Reizwirksamkeit der Marken sowohl in dorsaler als auch in ventraler Sehfeldposition.

4.2.5. Veränderung der Streifenbreite

Bei diesen Versuchen wurden beide Streifen in gleicher Sehfeldposition wie bei der jeweils vorangegangenen Dressur geboten. Sie erschienen jedoch im Vergleich zu den Dressurstreifen verbreitert oder verschmälert (bei der Horizontalserie nur verbreitert). Folgende Darstellung zeigt am Beispiel der Vertikalserie, wie diese Versuchsanordnung zu verstehen ist:



Dressur	Verbreiterung	Verschmälerung
Streifen 6cm	Streifen 12cm	Streifen 3cm
Sehwinkel $\alpha = 11^\circ$	Sehwinkel $\alpha = 21^\circ$	Sehwinkel $\alpha = 5,5^\circ$

Die Verschmälerung der Streifen bewirkt sowohl im Vergleich zu den Lerntests als auch im Vergleich zur Verbreiterung der Streifen (Abb.40, Seite 96) keine Verschlechterung der Orientierung der Bienen (App.II.C.19.2 und C.19.3). Die Ergebnisse sowohl der Verbreiterungs- als auch der Verschmälerungsversuche sind bei der Vertikalserie besser ausgefallen als bei den Lerntests. Bei den anderen Serien sind die gefundenen Unterschiede statistisch nicht gesichert (App.II.C.19.1, C.19.2).

Ueber die Fähigkeit der Bienen, den Sehwinkel α zu messen, unter dem ihnen die Breite des Streifens erscheint, können diese Versuche allerdings kaum Auskunft geben. Die korrekte Lokalisation des zentral gelegenen Sollpunkts könnte nämlich auch aufgrund der Winkelgleichheit beider gebotener Streifen möglich sein. Sehwinkelgrösse eines Streifens und Winkelgleichheit beider Streifen sind jedoch in der vorliegenden Versuchssituation miteinander gekoppelte Reizgrössen. Es scheint deshalb sinnvoll, diese Frage erst bei den Einstreifen-Serien (IV.4.3) näher zu betrachten.

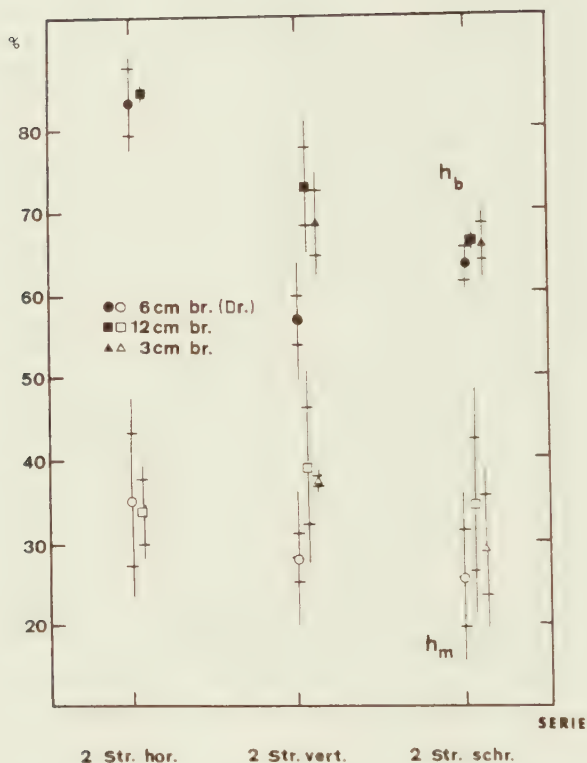


Abb.40: Vergleich der Wahlhäufigkeiten h_m und h_b zwischen den Lerntests (●○), den Verbreiterungs- (■□) und den Verschmalerungsversuchen (▲△) der Zweistreifen-Serien. Streuungsmass: Standardabweichung und mittlerer Fehler der Mittelwerte.

●○ $n = 449$

■□ $n = 1328$

▲△ $n = 780$

4.3. Einstreifen-Serien

Diese Versuche sollten die Wirksamkeit einer Einzelmarke in neun verschiedenen Sehfeldpositionen prüfen. Zwischen der dorsalen Position (0°) und der ventralen Position (180°) wurden in Abständen von $22,5^{\circ}$ weitere sieben Markenposition (siehe Abb.3, Seite 21) im linken Sehfeld eingestellt. Unter der Annahme, dass Seitensymmetrie besteht und dass daher gleiche Ergebnisse auch im rechten Sehfeld zu erwarten sind, stellen diese neun Versuchsserien eine recht feine Abrasterung des ganzen nicht-frontalen Sehfelds dar.

Die bei der Dressur gebotene Marke war jeweils ein 8cm breiter Streifen (Sehwinkelgrösse vom Belohnungsloch aus $\alpha = 14^{\circ}$). Die räumliche Ausrichtung der Löcherreihen wurde bei jeder Serie der Sehfeldposition der Dressurmarke angepasst (vgl. III.A.1.4), so dass das Markenband bei allen Serien auf gleiche Weise definiert war.

4.3.1. Lerntests

Abb.41 zeigt, wie die Reizwirksamkeit der Marke in Abhängigkeit von der gewählten Sehfeldposition variiert. Die Ergebnisse dieser Versuche bestätigen und ergänzen die bereits unter 4.1.1, 4.2.1 und 4.2.4 dargestellten Resultate. Die höchste Reizwirksamkeit erzielt die Marke in den beiden lateralen Positionen 90° und $112,5^{\circ}$, bei denen sich die Unterschiede statistisch nicht trennen lassen (App.II.C.18). Alle anderen Marken sind signifikant weniger reizwirksam. Am schwächsten wirkt eine dorsal (0°) oder ventral (180°) gebotene Marke. Das entspricht den Ergebnissen der Zerlegungsversuche bei den Zweistreifen-Serien (siehe 4.2.4). Damit bestätigt sich die unter 4.1.1 und 4.2.1 gezogene Schlussfolgerung, dass Horizontalmarken viel reizwirksamer sind als Vertikalmarken.

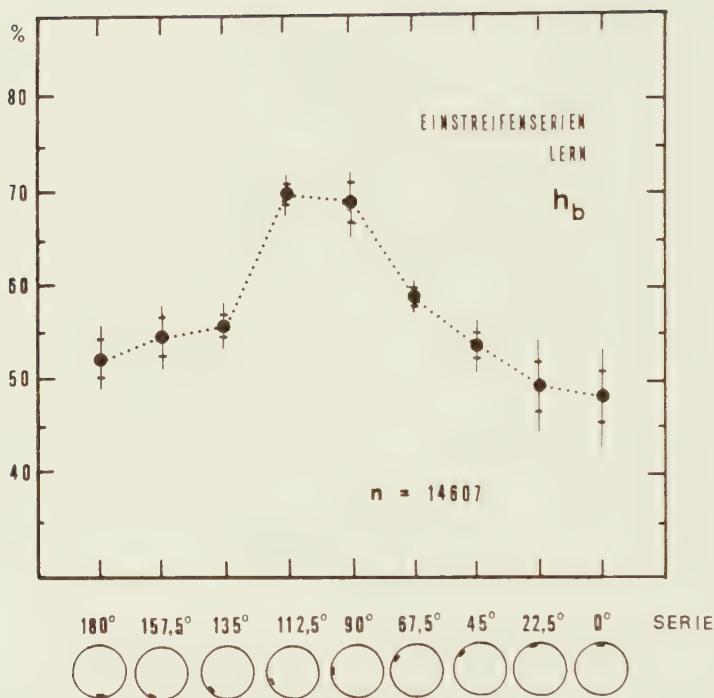


Abb.41: Die Wahlhäufigkeiten auf das Markenband bei den Lerntests aller Einstreifenserien. Abszisse: Sehfeldposition der Dressurmarke. Streuungsmass: Standardabweichung und mittlerer Fehler der Mittelwerte.

Der Bereich, in dem eine nicht-frontal gebotene, 8cm breite Marke die höchste Reizwirksamkeit erzielt, liegt demnach zwischen maximal 74,5° (wo bereits die der Marke in Position 90° benachbarte Marke in Position 67,5° beginnt) und maximal 142° (wo die der Marke in Position 112,5° benachbarte Marke in Position 135° beginnt) (Abb.42). Die anderen Markenpositionen nehmen in der Reihenfolge der Reizwirksam-

keiten Zwischenstellungen ein (vgl. Abb.41). Die Marke in Position 135° und die Marke in Position 45° unterscheiden sich in ihrer Reizwirksamkeit kaum voneinander, was schon unter 4.2.4 festgestellt wurde.

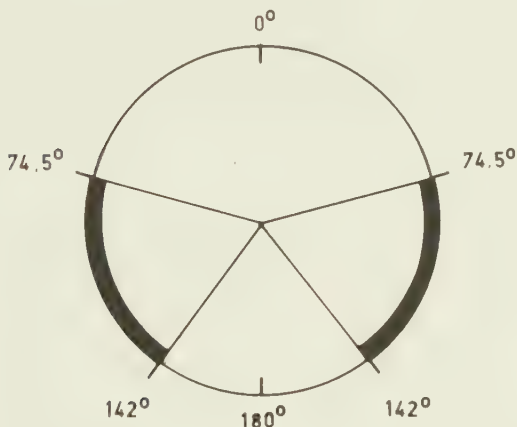


Abb.42: Der aufgrund der Ergebnisse der Lerntests aller Einstreifen-Serien ermittelte nicht-frontale Augenbereich (auf dem Kreis liegend), in dem die Marken die höchste Reizwirksamkeit erzielen.

4.3.2. Kontrolltests

Die Ergebnisse der Kontrolltests bei den Einstreifen-Serien sind in den meisten Fällen nicht signifikant von den Ergebnissen der Nullserien verschieden (siehe Abb. 19, Seite 65 und App.II.C.7). In manchen Fällen liegen die Werte nicht signifikant unter denen der Lerntests (App.II.C.8). Während die Kontrolltests bei den Doppelmarken umso besser ausfielen, je bessere Resultate die Lerntests ergaben (siehe Tab.4 und Tab.5), lässt sich bei den Einstreifen-Serien keine solche Korrelation feststellen (App.II.33.22). Dieses Resultat wird im Kapitel 1 der Diskussion näher betrachtet.

4.3.3. Verfolgungstests

Die bei den Lerntests festgestellten Unterschiede in der Reizwirksamkeit der Marke in Abhängigkeit von ihrer Sehfeldposition kommen auch bei den Ergebnissen der Verfolgungstests zum Ausdruck (Abb.43). Die Unterschiede zwischen den Resultaten beider Verfolgungsarten (Verfolgung I und Verfolgung II, Abb.44) sind zwar im Durchschnitt aller Serien statistisch nicht gesichert ($0,1 < p < 0,2$, D-Test, App.II.B.1.2), aber in den gesicherten Einzelfällen (App.II.C.11) sind die Ergebnisse der Verfolgung

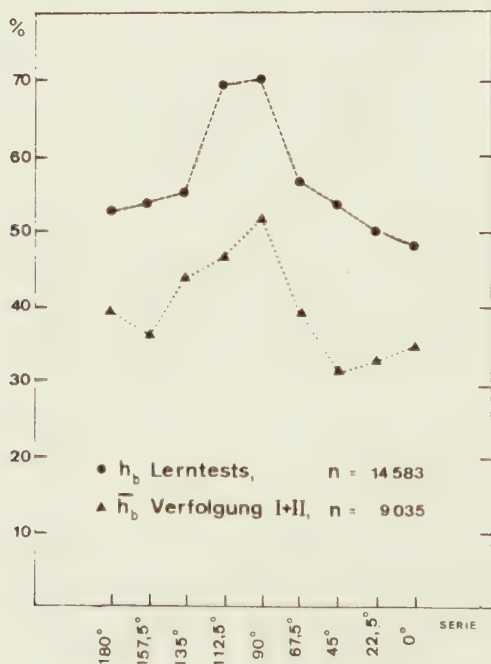


Abb.43: Wahlhäufigkeiten auf das Markenband bei den Lerntests (•) und bei den Verfolgungstests (Mittel aus Verfolgung I und Verfolgung II, ▲) der Einstreifen-Serien. Ergebnisse der Schlusssauszählung ohne Streuungsangaben. Siehe auch Abb.26, Seite 73.

auf das tiefer gelegene Band besser als auf das höhergelegene.
(Vgl. dazu auch 4.2.3, Verfolgungstests bei den Zweistreifen-Serien, Seite 90.) Dieses Ergebnis wird im Kapitel V.3 diskutiert.

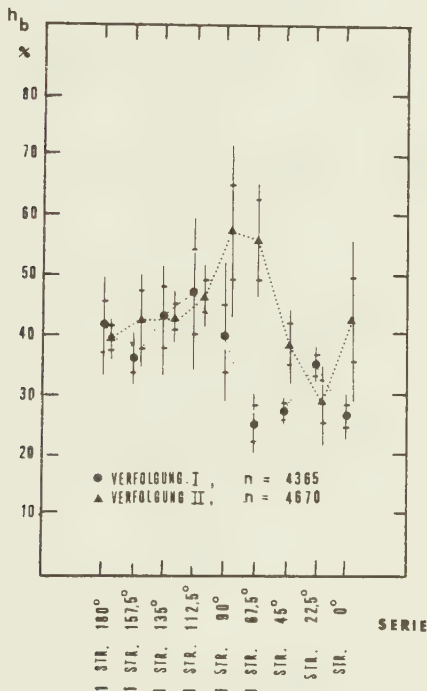


Abb. 44: Wahlhäufigkeiten auf das verfolgte Band bei Versetzung der Dressurmarke bei allen Einstreifen-Serien. Dressursituationen siehe Abb. 41, Abszisse.

- Marke nach oben/rechts versetzt (Verfolgung I)
- ▲ Marke nach unten/links versetzt (Verfolgung II)

Streuungsmaß: Standardabweichung und mittlerer Fehler der Mittelwerte.

4.3.4. Veränderung der Streifenbreite

Zusätzlich zum Parameter "Sehfeldposition" lässt sich anhand der Einstreifen-Serien der Parameter "Sehwinkelgrösse" testen (vgl.4.2.5).

Bei diesen Versuchen wurde die Testmarke in der gleichen Sehfeldposition wie während der Dressur geboten, der Streifen jedoch verbreitert oder verschmälert. Dabei wurde die neue Streifenbreite so gewählt, dass sie den Bienen beim schmälere Streifen von der Mitte der Parzelle x (Definition Abb.45), beim breiteren Streifen von der Mitte der Parzelle y (Abb.45) aus gesehen im gleichen Sehwinkel erscheint wie vom mittleren Loch während der Dressur (Abb.46).

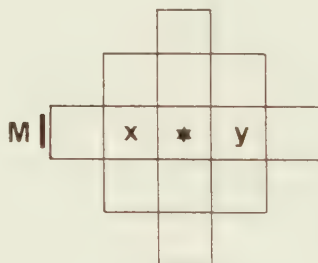


Abb.45: Schema der 13 Parzellen der Löcherplatte. Die Marke (M) definiert das Markenband; das Belohnungsloch ist mit * bezeichnet. Direkt neben der mittleren Parzelle liegen auf dem gleichen Band die markennähere Parzelle x und die markenfernere y.

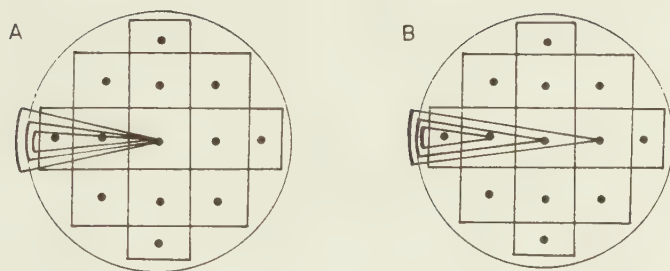
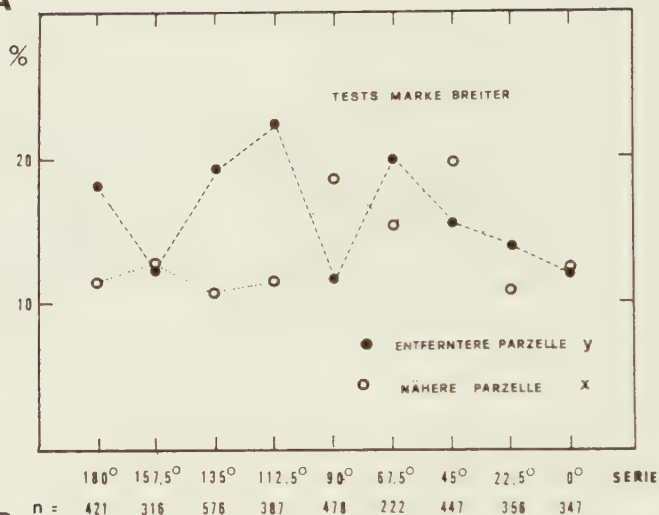


Abb.46: Schema der 13 Parzellen der Löcherplatte. Je Parzelle ist das mittlere Loch eingezeichnet.

- A. Der 8cm breite Dressurstreifen erscheint vom Belohnungsloch aus gesehen unter dem Sehwinkel $\alpha = 14^{\circ}$. Ebenfalls vom Belohnungsloch aus gesehen erscheint der 12cm breite Streifen unter dem Sehwinkel $\alpha = 21^{\circ}$ und der 4cm breite Streifen unter dem Sehwinkel $\alpha = 7^{\circ}$.
- B. Von der Mitte der markennäheren Parzelle aus (x in der Abb.45) erscheint der 4cm breite Streifen ebenso wie der 12cm breite Streifen von der Mitte der markenferneren Parzelle aus (y in der Abb.45) im gleichen Sehwinkel wie der 8cm breite Dressurstreifen während der Dressur.

Abb.47.A zeigt die Ergebnisse dieser Versuche bei Verbreiterung des Streifens für alle Einstreifen-Serien: Bei fünf Serien wurde die entferntere Parzelle y der näheren Parzelle x vorgezogen: In drei der Fällen ist diese Bevorzugung statistisch gesichert (App.II.C.23.1), nämlich in den Serien 180° , 135° und $112,5^{\circ}$. Im Durchschnitt aller Serien lässt sich jedoch der Unterschied in den erzielten Wahlhäufigkeiten auf die Parzellen x und y nicht sichern (App.II.C.20).

A



B

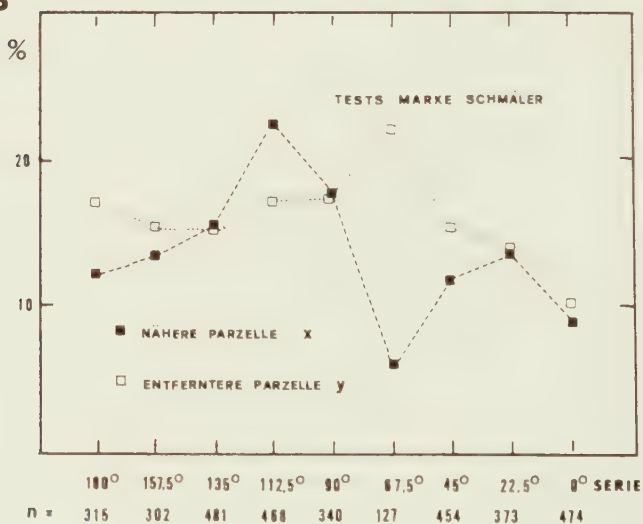


Abb.47: Wahlhäufigkeiten auf die markennahe Parzelle x und auf die markenferne Parzelle y bei Verbreiterung (A) und bei Verschmälerung (B) der Marke. Ergebnisse der Schlusssauszählung ohne Streuungsangaben.

Bei Verschmälerung des Streifens (Abb.47.B) wird die nähere Parzelle x in drei Serien (135° , $112,5^{\circ}$ und 90°) der entfernten Parzelle y vorgezogen, davon allein in der Sehfeldposition $112,5^{\circ}$ auf statistisch gesicherte Weise (App.II.C.23.2). Im Durchschnitt aller Serien lässt sich auch hier der Unterschied in den Wahlhäufigkeiten auf die beiden in Betracht gezogenen Parzellen statistisch nicht sichern (App.II.C.20).

Nur bei einer einzigen Serie (Sehfeldposition $112,5^{\circ}$) wird bei Verschmälerung des Streifens die nähere Parzelle x vorgezogen und gleichzeitig bei Verbreiterung die entferntere Parzelle y bevorzugt gewählt. Bei dieser Serie ist h_m auch bei den Lerntests unter allen Einstreifen-Serien am höchsten ausgefallen (siehe Abb.16, Seite 60). Wenn man daraus schliessen wollte, dass Winkelmessung nur in der Sehfeldposition $112,5^{\circ}$ (Abb.48) stattfindet, muss die Frage gestellt werden, aufgrund welches Mechanismus' auch bei allen anderen Serien die mittlere Parzelle korrekt lokalisiert worden ist (App.II.C.9.1). (Dieser Frage ist Kapitel 4 der Diskussion gewidmet.)

Die Unterschiede in den Wahlhäufigkeiten auf die Parzelle x und auf die Parzelle y sind auch bei den Lerntests aller Einstreifen-Serien (Abb.49) statistisch nicht gesichert (App.II.C.20). Die bei den Lerntests erzielten Wahlhäufigkeiten auf die Parzellen x und y unterscheiden sich nicht signifikant von den entsprechenden Werten bei den Verbreiterungs- bzw. Verschmälerungsversuchen (App.II.C.21, C.22). Der Vergleich der Wahlhäufigkeiten auf die belohnte Parzelle (siehe Ueberlegung in der Abb.46.A) zeigt zudem, dass es bei Verbreiterung des Streifens weder zu einer systematischen Verbesserung der Orientierung noch bei Verschmälerung des Streifens zu einer systematischen Verschlechterung der Orientierung kommt (Abb.50).

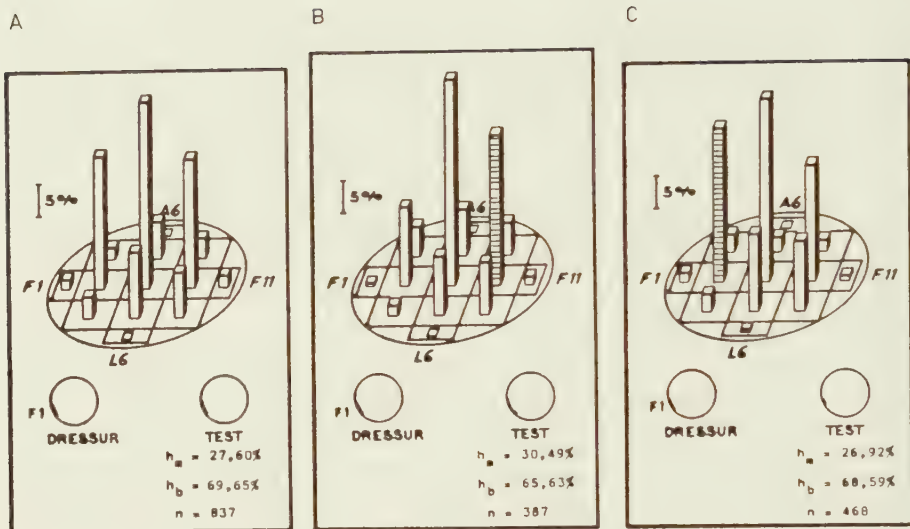


Abb.48: Die Verteilung der Entscheidungen der Bienen bei dem in Sehfeldposition 112,5° gebotenen Streifen.

- A. Streifen 8cm breit (Dressursituation)
 B. Streifen 12cm breit (Verbreiterung)
 C. Streifen 4cm breit (Verschmälerung)

Nur bei dieser Versuchsserie wurde bei Verbreiterung des Streifens (B) die markenfernere Parzelle (in B hervorgehoben) der markennäheren Parzelle vorgezogen und gleichzeitig bei Verschmälerung des Streifens (C) die markennähere Parzelle (wiederum hervorgehoben) der markenfernere vorgezogen, ohne dass sich jedoch auch hier eine statistisch gesicherte Veränderung von h_m und h_b im Vergleich zu den Resultaten der Lerntests (A) ergibt.

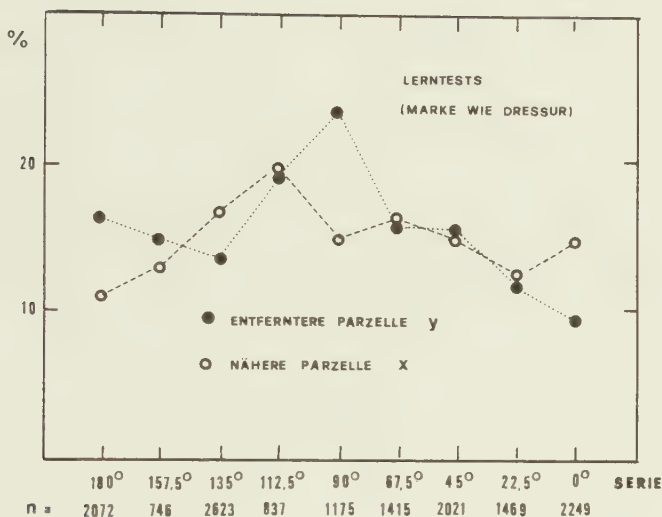


Abb.49: Die Wahlhäufigkeiten auf die Parzelle x und auf die Parzelle y (Definition siehe Abb.45) bei den Lerntests aller Einstreifen-Serien.

In den meisten Fällen bewirkt die Veränderung der Streifenbreite keine statistisch gesicherten Veränderungen der Wahlhäufigkeiten h_m und h_b im Vergleich zu den bei den Lerntests erzielten Werten (App.II.C.19.1 und C.19.2). Ausserdem unterscheiden sich die Ergebnisse der Verbreiterungsversuche und die der Verschmälerungsversuche meistens nicht signifikant (App.II.C.19.3), was schon für die Zweistreifen-Serien galt (IV.4.2.5). Im Rahmen der hier getesteten Streifenbreiten erweist sich also die Grösse der Testmarke (im Unterschied zur Grösse der Dressurmarke, siehe Kapitel 1 und Kapitel 4 der Diskussion) als unwesentlicher Reizparameter.

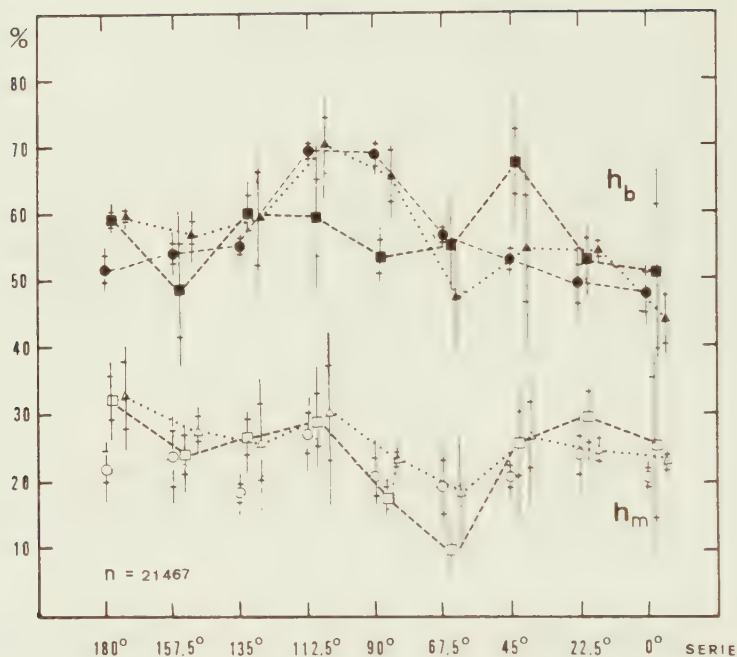


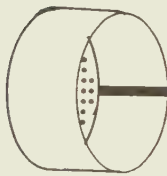
Abb.50: Die erzielten Wahlhäufigkeiten h_b (schwarze Symbole) und h_m (weisse Symbole) bei den Lerntests ($\bullet, \circ$), den Verbreiterungsversuchen ($\blacksquare, \square$) und bei den Verschmälerungsversuchen ($\blacktriangle, \triangle$) der Einstreifen-Serien. Kommentar im Text.

Streuungsmass: Standardabweichung und mittlerer Fehler der Mittelwerte.

4.3.5. Veränderung der Streifenlänge

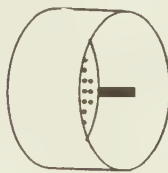
Die Fläche des Streifens kann auch durch Variation der Streifenlänge verändert werden. Der Frage, ob eine solche Veränderung die Orientierung der Bienen zu beeinflussen vermag, diente folgender Spezialversuch:

Eine Bienengruppe wurde auf einen Streifen in Sehfeldposition 90° dressiert. Dieser Streifen war 6cm breit (Sehwinkelgrösse $\alpha = 11^\circ$), also schmaler als bei den Einstreifen-Serien oben. Nach erfolgter Dressur wurde den Bienen in gleicher Sehfeldposition ein gleich breiter Streifen geboten, der jedoch nur halb so lang war wie bei der Dressur. Diese Tests wurden auf zwei Arten durchgeführt: Der verkürzte Streifen wurde einmal in der Nähe der Löcherplatte (Testart A), ein andermal in der Nähe des Zylinderrandes (Testart B) geboten. Nachstehend ist die Versuchsanordnung A und B dargestellt.



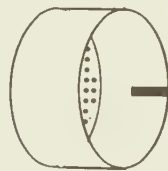
Dressur

$$\alpha = 44^\circ$$



Variation A

$$\alpha = 25^\circ$$



Variation B

$$\alpha = 19^\circ$$

(Der Sehwinkel α betrifft hier die Länge des Streifens)

Die Verteilung der Entscheidungen auf das Markenband unterscheidet sich in beiden Fällen nicht signifikant von der Verteilung bei den Lerntests dieser Dressur (App.II.C.24.1 und 24.2). Die Bienen nähern sich der Marke nicht so weit, wie es zum Einstellen einer konstanten Streifenlänge (in Winkelgrad) erforderlich wäre (Abb.51). Siehe dazu Kapitel 4 der Diskussion.

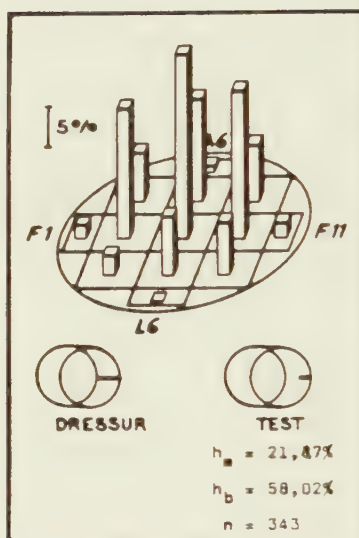


Abb.51: Verteilung der Entscheidungen bei Variation B der Streifenlänge. Kommentar im Text.

Allerdings sind die Bienen bei der Testart A besser orientiert als bei der Testart B (Tab.7). Obwohl die Unterschiede zwischen beiden Testarten statistisch nicht gesichert sind (App.II.C.24.3), tragen sie doch zu der Vermutung bei, dass der vordere Teil des nicht-frontalen Sehfelds mehr zur Mustererkennung beiträgt als der hintere Augenbereich. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit war das der einzige Versuch, der einen Beitrag zu dieser Frage lieferte. Seine detaillierten Ergebnisse sind im App.I.B.9, S.73-74, zu finden.

	Dressur	Tests A	Tests B	P (A-B)
h_m	22,21%	30,46%	21,87%	$0,4 < p < 0,5$
h_b	63,03%	64,24%	58,02%	$0,5 < p < 0,6$
n	1175	151	343	

Tab.7: Ergebnisse der Lerntests und der Veränderung der Streifenlänge A und B. Schlusssauszählung ohne Streuungsangaben.

Statische Prüfung t-Test

Weitere Prüfungen siehe App.II.C.24.1-3.

5. Oligoporus

Bei dieser Versuchsserie wurden den Bienen nur 13 Löcher geboten. Jedes Loch entsprach der Mitte einer der am Multiporus definierten Parzelle (siehe Abb.8, Seite 37), wobei als Dressurort wie beim Multiporus das mittlere Loch F6 diente. Die für diesen Versuch verwendeten Löcherplatten enthielten 13 Parzellen, deren Topographie sich nicht von der am Multiporus unterschied (ein Loch je Parzelle). Die umgebaute Apparatur erhielt sinngemäss den Namen "Oligoporus" (Abb.52).

Die Fragestellung, die der Versuchsserie am Oligoporus zugrunde lag, wurde schon im Kapitel III.2.2 erläutert: Sind die Wahlhäufigkeiten auf die einzelnen Parzellen der Anzahl Löcher, die die jeweilige Parzelle zu bieten hat, proportional,

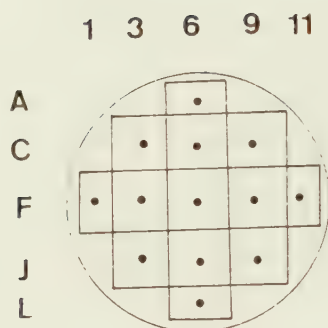


Abb.52: Schema der Löcherplatten von Oligoporus (je eine auf der Dressur- und auf der Testseite): Im Vergleich zu der Versuchsanordnung von Multiporus bleibt die Definition der Parzellen erhalten, es wird den Bienen jedoch nur ein Loch pro Parzelle geboten.

oder bewerten die Bienen vielmehr die topographische Lage der betreffenden Parzelle ohne Rücksicht auf die Löcherzahl. Sollten sich am Oligoporus die verschiedenen Parzellen als nicht gleichwertig erweisen, so kann dies nicht an der Löcherzahl liegen. Bestehen gleichartige Unterschiede wie beim Multiporus, müssen sie allein durch die Lage der betrachteten Parzellen bedingt sein.

Am Oligoporus wurde die Zweistreifen-Vertikalserie (siehe II.5.3 und IV.4.2) wiederholt. Ausser den Verbreiterungs- und Verschmälerungsversuchen (die bei der groben Bänder-einteilung von Oligoporus keine Information zu liefern versprochen) wurden alle Testarten (Lern-, Kontroll-, beide Verfolgungs- und beide Zerlegungstestarten) durchgeführt.

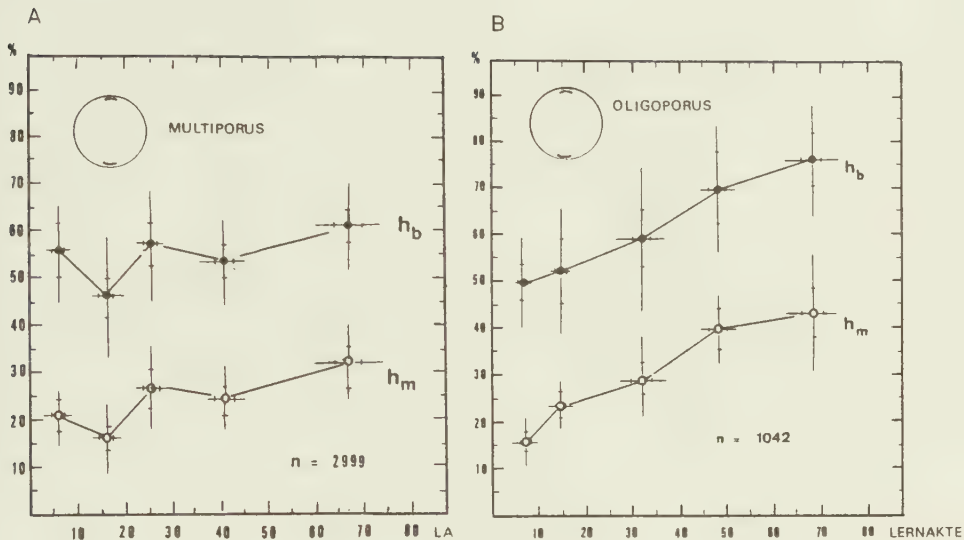


Abb.53: Lernkurve der Multiporus-Dressur (A) und der Oligoporus-Dressur (B). Marke bei beiden Versuchen gleich (2 Streifen vertikal). Der Lernerfolg am Oligoporus ist grösser.

Abb.53 zeigt die an beiden Apparaturen ermittelten Lernkurven. Die Oligoporus-Lernkurve steigt ohne Rückfälle und erreicht ein höheres Plateau als die Multiporus-Lernkurve bei gleicher Orientierungshilfe (Marke). Abb. 54 (Ergebnisse der Lerntests ab Plateau der Lernkurve beider Serien) zeigt, dass die Bienen am Oligoporus besser orientiert sind als am Multiporus, was nur daran liegen kann, dass die einfache Löchergeometrie der Oligoporus-Versuchsanordnung den Bienen eine zusätzliche Orientierungshilfe bot. Der gleiche Effekt zeigte sich auch bei den Kontroll- und Zerlegungstests (Abb.55).

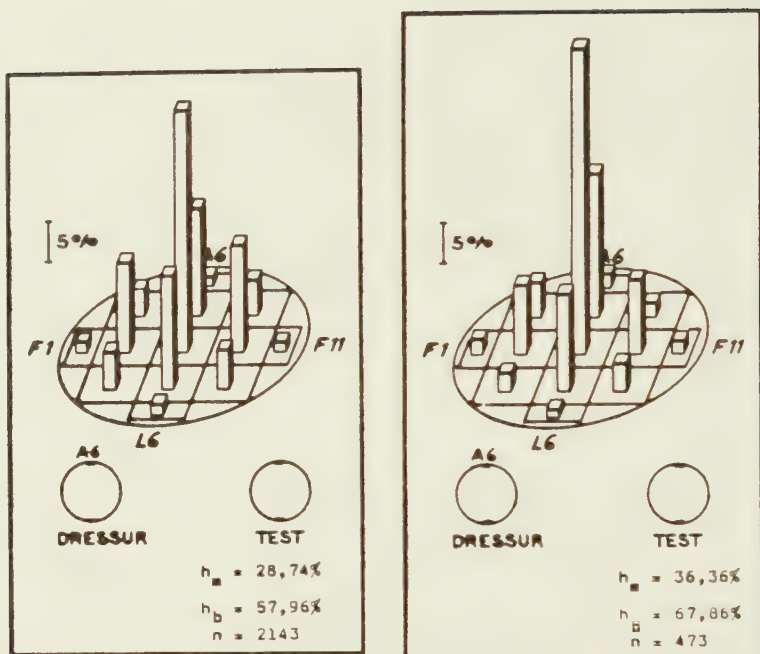


Abb.54: Schlussergebnisse der Lerntests bei der Multiporus-Serie (A) und bei der Oligoporus-Serie (B).

Von besonderer Bedeutung sind bei der Oligoporus-Serie die Verfolgungstests: Hier tritt die Löchergeometrie mit der Marke in Konkurrenz. Abb.55 kann man entnehmen, dass die Verfolgungstests am Oligoporus schlechter als am Multiporus ausgefallen sind (App.II.C.25.1, C.25.2, C.25.3). Dies ist ein Resultat der Tatsache, dass die Bienen weiterhin die Mitte der Löcherplatte wählen, obwohl die Marke bei diesen Versuchen ein anderes Markenband definiert. Die Marke büsst einen Teil ihrer Reizwirksamkeit ein, da die Löchergeometrie als zusätzlicher Anhaltspunkt einen Teil der Entscheidungen auf die Plattenmitte zieht.

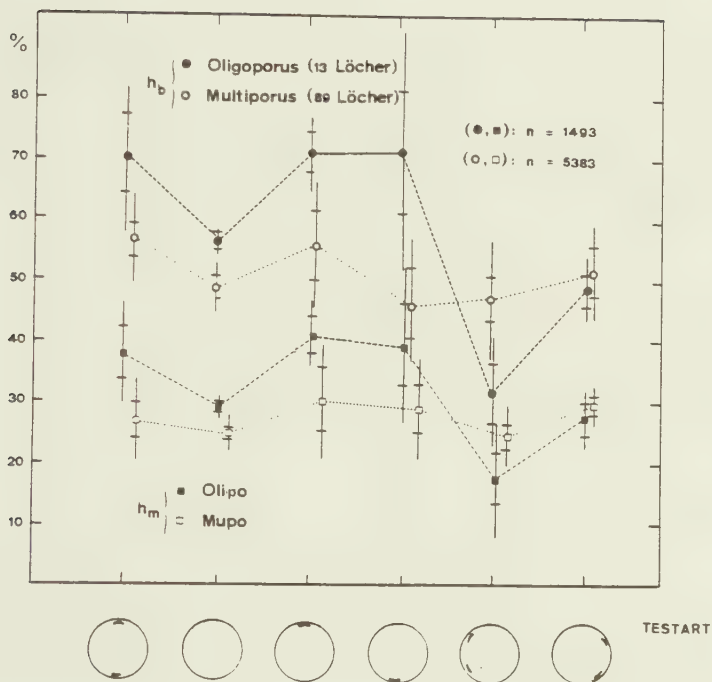


Abb.55: Vergleich der Ergebnisse aller Testarten zwischen Oligoporus (schwarze Symbole) und Multiporus (weisse Symbole), h_b und h_m . Bei den Verfolgungstests beziehen sich die Anflugfrequenzen auf das Verfolgungsband. Kommentar im Text. Streuungsmass: Standardabweichung und mittlerer Fehler der Mittelwerte. Statistische Auswertung siehe App.II.C.25.

Der Umstand, dass die mittlere Parzelle am Oligoporus, obwohl sie nur ein Loch zu bieten hatte, häufiger gewählt wurde als am Multiporus, wo sie neun Löcher anbot, kann deshalb nicht als Beweis dafür gelten, dass die Löcherzahl keine Rolle spielt; denn es liegt ihm eine zusätzliche Orientierungsleistung zugrunde. Wird jedoch diese Leistung,

die sich in den Entscheidungen auf die mittlere Parzelle manifestiert, ausser acht gelassen (Abb.56), so unterscheiden sich die Wahlhäufigkeiten am Oligoporus und am Multiporus nicht mehr auf statistisch gesicherte Weise voneinander (App.II.C.25.4).

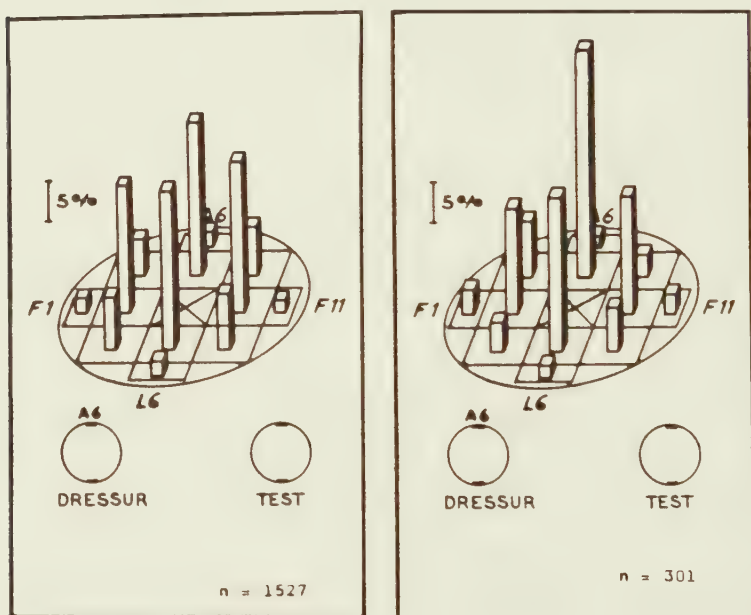


Abb.56: Die Verteilung der Entscheidungen bei den Lerntests am Multiporus (A) und am Oligoporus (B) unter Ausschluss der mittleren Parzelle ($n_t - n_m \equiv 100\%$). Kommentar im Text.

Trotz der Unterschiede, die zwischen beiden Serien bestehen, aber nicht in allen Fällen gesichert sind (App.II.C.25.1, C.25.2, C.25.3), stimmt in beiden Fällen die Ungleichwertigkeit zwischen den verschiedenen Parzellen überein (Abb.55). Dieses Ergebnis lässt die Schlussfolgerung zu, dass die Ungleichwertigkeit der Parzellen nicht eine Konsequenz der Löcherzahl sein kann.

Auch im allgemeinen Suchverhalten der Bienen zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Oligoporus- und den Multiporus-Versuchen. Da sich den Bienen am Oligoporus viel weniger Alternativen boten, mussten sie weniger lange suchen, um das zentrale Loch F6 zu finden (Tab.8). Sie traten öfter aus, liessen sich nicht sehr lange testen und trafen pro Test weniger Entscheidungen. Der Vergleich zwischen Multiporus und Oligoporus zeigt, dass die Multiporus-Anordnung glücklich gewählt worden war: Erstens wurde bei der 89-Löcher-Anordnung eine Beteiligung von Relativierungs-

	Multiporus	Oligoporus
Suchzeiten (Dressur)	$\bar{t} = 19,12\text{sec}$	$\bar{t} = 11,33\text{sec}$
n pro Test	$\bar{n} = 119,53$	$\bar{n} = 33,93$
Testdauer	$\bar{t} = 143,07\text{sec}$	$\bar{t} = 89,70\text{sec}$
n pro Austritt	$\bar{n} = 29,08$	$\bar{n} = 13,33$

Tab.8: Vergleich Multiporus-Oligoporus betreffend Suchzeiten bei der Dressur sowie Stichprobengrößen, Testdauer und Austrittsfrequenz im Durchschnitt aller Tests bei allen Testarten.

leistungen bezüglich der Plattenmitte stark reduziert, und zweitens zwang der Multiporus den Bienen ein hartnäckiges Suchverhalten auf, was längere Testzeiten und grössere Stichproben bewirkte.

6. Vergleich zwischen dem "Normal-Auswertungsverfahren" und dem "Proportionierungs-Verfahren"

Die Auswertung der Testresultate nach dem "normalen" Verfahren (siehe III.A.2.1) geschah unter der Ueberlegung, dass beim Vorhandensein einer reizwirksamen Marke nicht die Anzahl der Löcher in einer gegebenen Parzelle, sondern die topographische Lage dieser Parzelle für das Wahlverhalten der Bienen verantwortlich ist. Zusätzlich wurde daher noch ein "Proportionierungs-Verfahren" (siehe III.A.2.2) gewählt, das die unterschiedliche Löcherzahl der 13 Parzellen berücksichtigte.

Der Vergleich der Ergebnisse beider Auswertungsmethoden zeigt, dass das Proportionierungs-Verfahren kaum zu anderen Ergebnissen als das Normalverfahren führt. Beispiele dafür zeigen Abb.57 und 58. Dem App.I, wo die Resultate aller Versuche nach beiden Auswertungsverfahren aufgeführt sind, können weitere Beispiele entnommen werden: Die Unterschiede zwischen den berechneten Wahlhäufigkeiten nach den beiden Auswertungsverfahren sind äusserst gering.

Die grössten Unterschiede zwischen beiden Auswertverfahren ergeben sich dort, wo löcherarme Parzellen (Typ C in Abb.59) vermehrt gewählt wurden. Das ist bei vielen Verfolgungsversuchen auf asymmetrische Weise (Abb.60) und bei den Kontrolltests und den Nullserien auf symmetrische Weise (Abb.61) der Fall. Für die Wahlhäufigkeiten h_m und h_b hat das jedoch

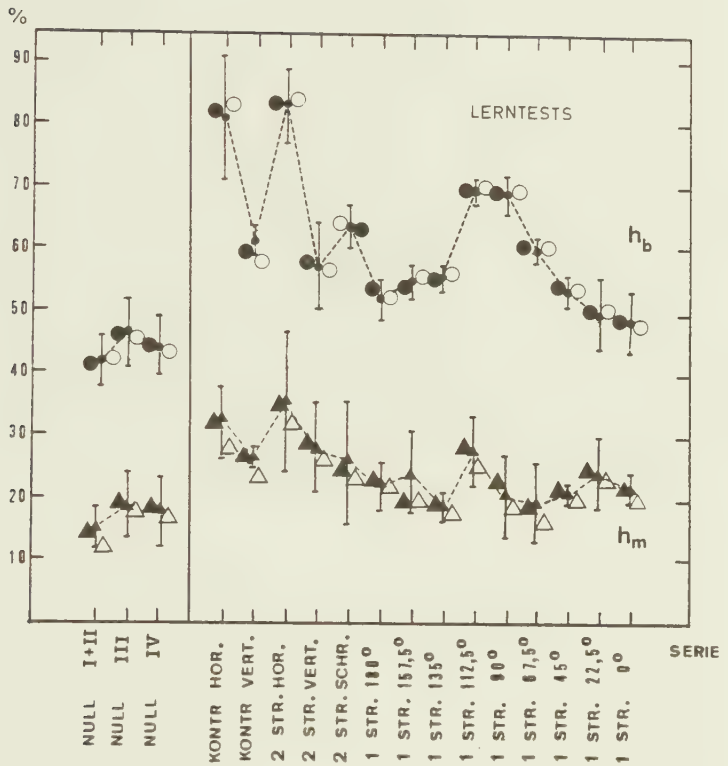


Abb.57: Die Ergebnisse der Lerntests aller Versuchsserien (mit Ausnahme von Spezialversuchen) nach verschiedenen Auswertungsmethoden.

- ● ○ Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband:
 - Normalverfahren (siehe III.A.2.1) mit SA
 - Schlusssauszählung (siehe III.A.3.3)
 - Proportionierungs-Verfahren (siehe III.A.2.2)
- ▲ ▲ △ Wahlhäufigkeiten h_m auf die mittlere Parzelle:
 - ▲ Normalverfahren
 - ▲ Schlusssauszählung
 - △ Proportionierungs-Verfahren

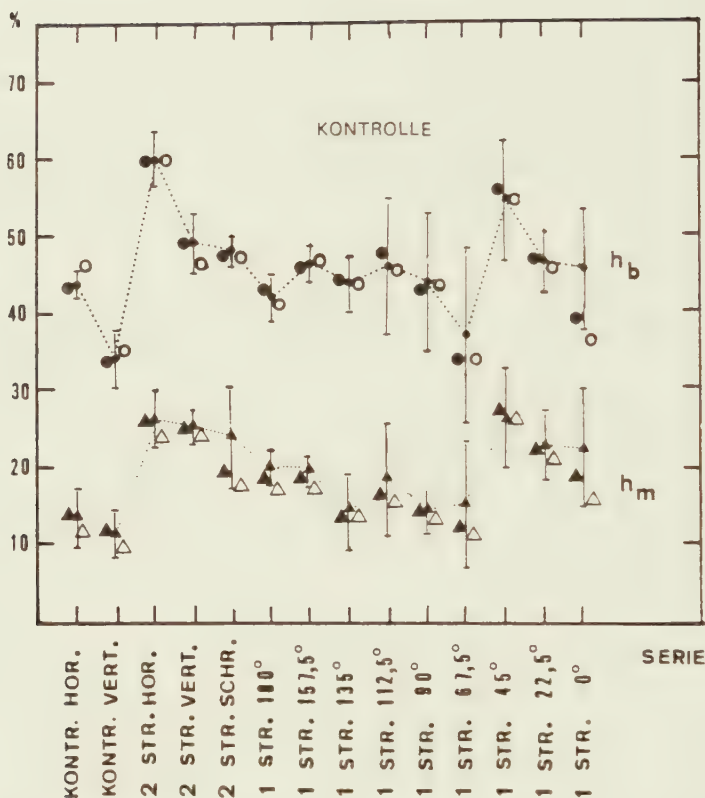


Abb.58: Die Ergebnisse der Kontrolltests aller Versuchsserien (mit Ausnahme von Spezialversuchen) nach verschiedenen Auswertungsmethoden.

● ● ○ Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband:

- Normalverfahren mit Standardabweichungen
- Schlusssauszählung
- Proportionierungs-Verfahren

▲ ▲ △ Wahlhäufigkeiten h_m auf die mittlere Parzelle:

- ▲ Normalverfahren
- ▲ Schlusssauszählung
- △ Proportionierungs-Verfahren

kaum Konsequenzen; denn bei den Verfolgungstests gehen die vermehrten Wahlen auf die Randparzellen meist auf Kosten solcher Parzellen, für die die Marke nicht relevant ist, und bei den Kontrolltests verteilen sie sich auf eine Weise, die das Schlussergebnis nicht zu beeinflussen vermag. Allein beim Vergleich der Ergebnisse der Markenserien mit den Ergebnissen der Nullserien (Abb.61) finden sich nach dem Proportionierungs-Verfahren grössere Unterschiede als nach dem Normalverfahren. Doch sind diese Unterschiede schon beim Normalverfahren sehr eindrücklich (App.II.C.6).

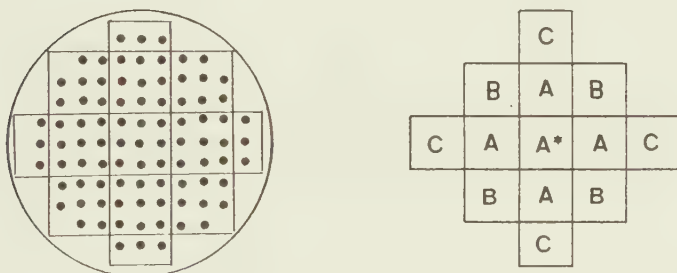


Abb.59: Einteilung der Parzellen in Typen nach der Löcherzahl.

A* : Mittlere Parzelle, neun Löcher, Dressurort in der Mitte.

A : Die nächsten Nachbarparzellen von A*, neun Löcher

B : Entferntere Nachbarn von A* mit je acht Löchern

C : Randparzellen mit je drei Löchern

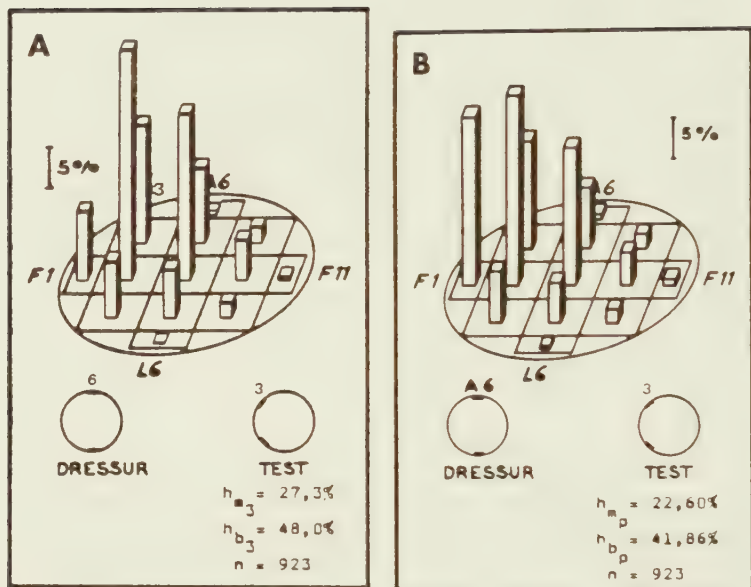


Abb.60: Ein extremes Beispiel für den Einfluss des Proportionierungs-Verfahrens auf die Wahlhäufigkeiten h_m und h_b : Bei den Verfolgungstests auf das Band 3 bei der vertikalen Zweistreifen-Serie wurde die linke Randparzelle (Typ C, siehe Abb.59) vermehrt gewählt.

A. Auswertung nach dem Normalverfahren

B. Auswertung nach dem Proportionierungs-Verfahren

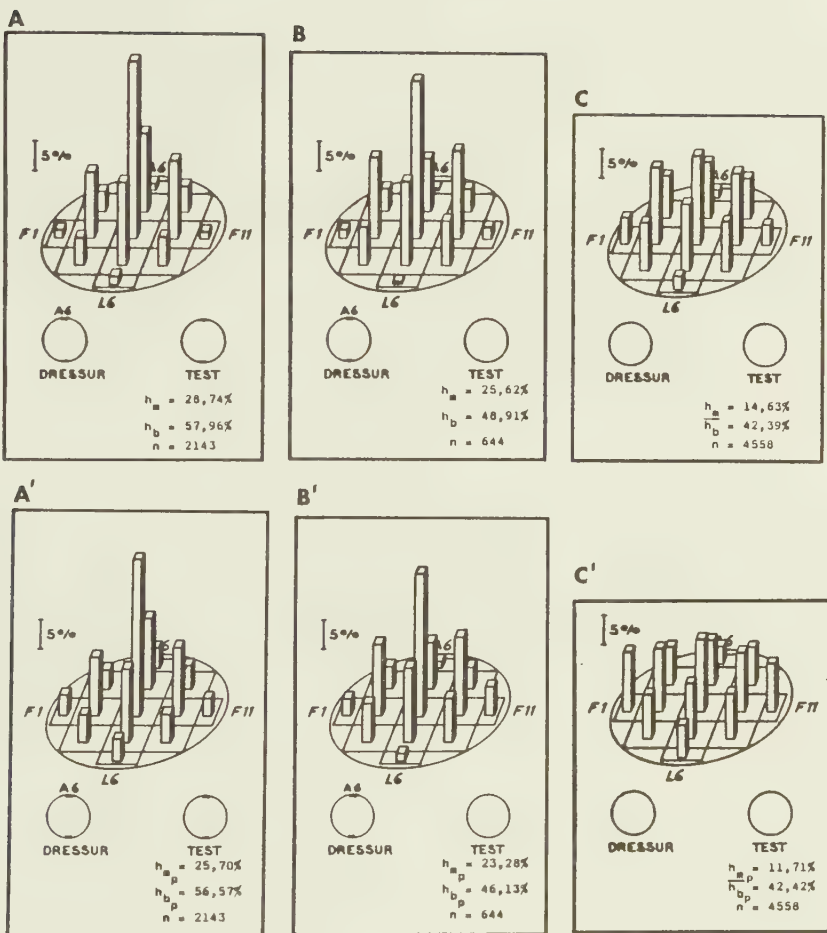


Abb.61: Vergleich zwischen den Ergebnissen der Lerntests und der Kontrolltests der Zweistreifen-Vertikalserie und den Nullserien I+II nach dem Normalverfahren (A,B,C) und nach dem Proportionierungsverfahren (A',B',C'). Vergleiche gleichzeitig A mit A', B mit B' und C mit C'. Einzelheiten im Text.

Abb.62 zeigt anhand der Resultate der Nullserien I+II, dass auch da, wo die Ergebnisse nach beiden Auswertungsverfahren recht grosse Unterschiede aufweisen, die berechneten Wahlhäufigkeiten nur wenig verschieden sind. Diese Abbildung zeigt gleichzeitig, dass die Verteilung der Entscheidungen der Bienen nach dem Normalverfahren viel eher der theoretisch zu erwartenden Verteilung entspricht als nach dem Proportionierungs-Verfahren. Letzteres Verfahren kam daher nicht zur Anwendung.

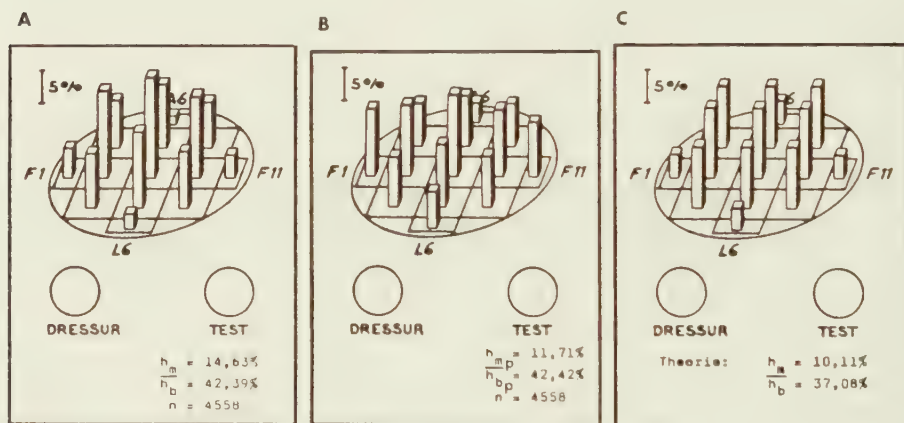


Abb.62: Vergleich der Ergebnisse der Nullserien I+II (siehe IV.2.1) nach dem Normal-Auswertungsverfahren (A) und nach dem Proportionierungs-Verfahren (B) untereinander und mit der theoretisch zu erwartenden Verteilung (C).

Abb.59 (Seite 121) zeigt, dass die verschiedenen Parzellentypen nicht nur aufgrund der Löcherzahl, sondern auch aufgrund der Geometrie nicht gleichwertig sind. Jedoch sind die Parzellen jedes Typs (A*, A, B und C) auch untereinander nicht gleichwertig, sobald Marken geboten werden, obschon sie die gleiche Anzahl Löcher beinhalten: Die Parzellen auf dem Markenband werden immer den anderen Parzellen des gleichen Typs vorgezogen und die Parzelle A* wird immer häufiger gewählt als die Parzellen A. Es ist sicher nicht ideal, dass die nächsten Nachbarn der Parzelle A* (die vier Parzellen A) auch mehr Löcher beinhalten als die entfernteren Parzellen des Typs B und dass die Randparzellen (Typ C) nicht nur sehr weit von der Plattenmitte liegen, sondern gleichzeitig weniger Löcher zu bieten haben, was der Ungleichwertigkeit der verschiedenen Typen ein doppeltes Gewicht verleiht. Wären die verschiedenen Parzellen jedoch aufgrund ihrer topographischen Lage nicht im gleichen Sinn voneinander verschieden wie aufgrund ihrer Löcherzahl, so müsste das Proportionierungsverfahren zu viel grösseren Unterschieden gegenüber dem Normalverfahren führen, als dies tatsächlich der Fall ist.

Schliesslich zeigt auch Abb.63, dass nicht die Anzahl der Löcher, sondern ihre topographische Lage für die Wahlten- denzen der Bienen verantwortlich ist: Werden die getroffenen Entscheidungen auf die verschiedenen Löcher Loch für Loch über alle Tests der gleichen Testart beim gleichen Versuch summiert und anschliessend alle Löcher mit gleicher Entscheidungszahl durch Isolinien verbunden, so ergibt sich eine Einteilung der Multiporusplatte in Bänder und Parzellen, die sehr gut mit der übereinstimmt, die bei der Auswertung nach dem Normalverfahren resultiert, bei dem ja nicht jedes Loch einzeln bewertet wurde.

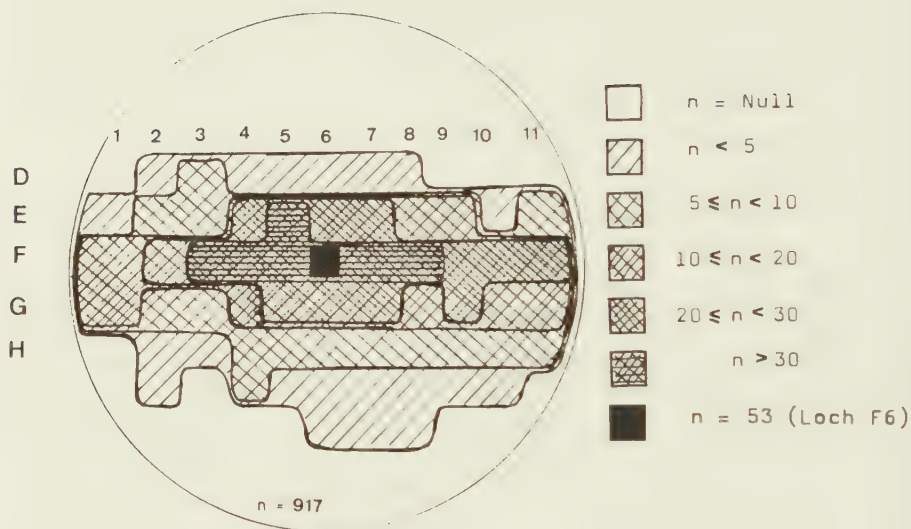


Abb.63: Isolinien-Darstellung der Entscheidungen auf die einzelnen Löcher bei allen Lerntests der Kontrastgrenzen-Horizontalserie (ab Plateau der Lernkurve).
Vergleiche Abb.28.A, Seite 76.

Aufgrund aller dieser Befunde wurden im Kapitel IV.1-5 allein die Ergebnisse des Normalverfahrens berücksichtigt.

7. Filmaufnahmen

Diese Untersuchung wurde mit einer Bienenschar durchgeführt, die auf zwei horizontal gegenüber liegende 6cm breite Streifen dressiert worden war, was der Zweistreifen-Horizontaldressur entsprach (siehe Abb.7.A.1 und IV.4.2). Nach erfolgter Dressur wurden die Bienen bei Lern- und Kontrolltests von hinten und von lateral gefilmt (siehe II.8 und III.C).

7.1. Aufnahmen in Frontalansicht der Multiporus-Platte

Bei diesen Filmaufnahmen wurde zwecks Prüfung der Zuverlässigkeit der normalen Protokollführung gleichzeitig im üblichen Sinne protokolliert (siehe II.4.1). Da sich bei der Einzelbild-Analyse nicht feststellen liess, ob auf ein Loch, vor dem sich die Biene gerade aufhielt, ein Tipper erfolgte, musste jedes überflogene Loch als eine mögliche Entscheidung gewertet werden. Setzer waren dagegen eindeutig anzusprechen.

Wie der Vergleich mit dem gleichzeitig geführten Protokoll zeigt, stimmen die protokollierten Entscheidungen mit den anhand der Einzelbilder in Frage kommenden ("möglichen") Entscheidungen in der richtigen Reihenfolge überein. Von 201 protokollierten Entscheidungen deckte die Einzelbild-Analyse nur einen einzigen Fehler auf: Ein Tipper wurde einmal für E6 anstelle von F6 notiert. Dieser Befund bestätigt eine sehr geringe (5%tige) Fehlerquote bei der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Protokollierermethode. Angesichts der Tatsache, dass "mögliche Entscheidungen" nicht zwangsläufig tatsächliche Tipper sind, kann die gefundene Fehlerquote vernachlässigt werden: Es wird kaum möglich sein, sie durch eine Protokollierermethode, die sich auf Film- oder Videoaufnahmen stützt, zu reduzieren, womit der Aufwand, der mit einem solchen Vorgehen verbunden ist, nicht gerechtfertigt wäre.

Abb.64 zeigt als Beispiel die Resultate eines einzigen Tests (Dauer etwa 2min) anhand der Auswertung von 1462 Einzelbildern. Die eingetragenen Punkte bezeichnen je Bild den Aufenthaltsort der getesteten Biene, wobei nur gut fokussierte Bilder berücksichtigt wurden. 166 mal hat die Biene dabei bestimmte Löcher überflogen, d.h. es sind 166 mögliche Entscheidungen zu verzeichnen. Im unmittelbar geführten Versuchsprotokoll sind 75 davon als effektive Entscheidungen taxiert worden. Abb.65.A zeigt die Verteilung

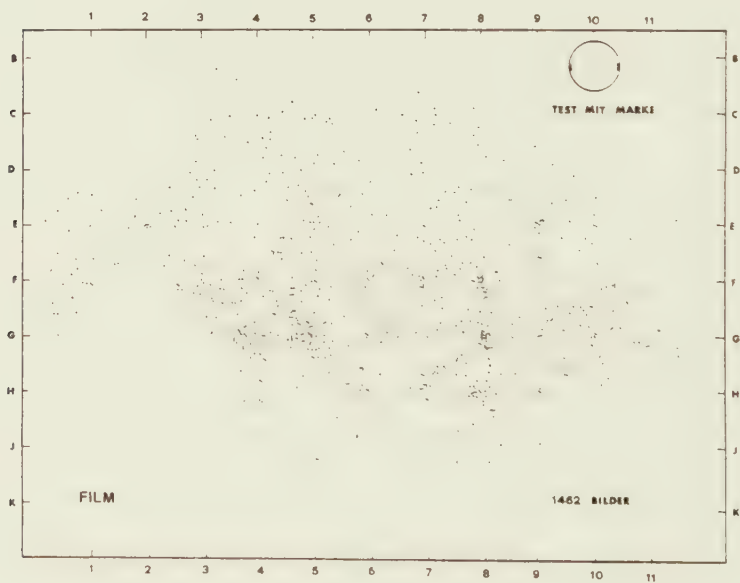


Abb.64: Einzelbild-Analyse eines einzigen Tests (mit Marke) von ca 2min Dauer (18 Bilder pro sec), Aufenthaltsorte der getesteten Biene anhand von gut fokussierten Bildern. Siehe Text.

der möglichen Entscheidungen (überflogene Löcher), Abb.65.B die Verteilung der protokollierten Entscheidungen. Zwischen beiden Verteilungen bestehen weder bezüglich der Wahlhäufigkeiten h_m und h_b noch bezüglich der Gesamtverteilung signifikante Unterschiede (App.II.C.26). Dabei beanspruchte aber die Auswertung des Protokolls eine knappe

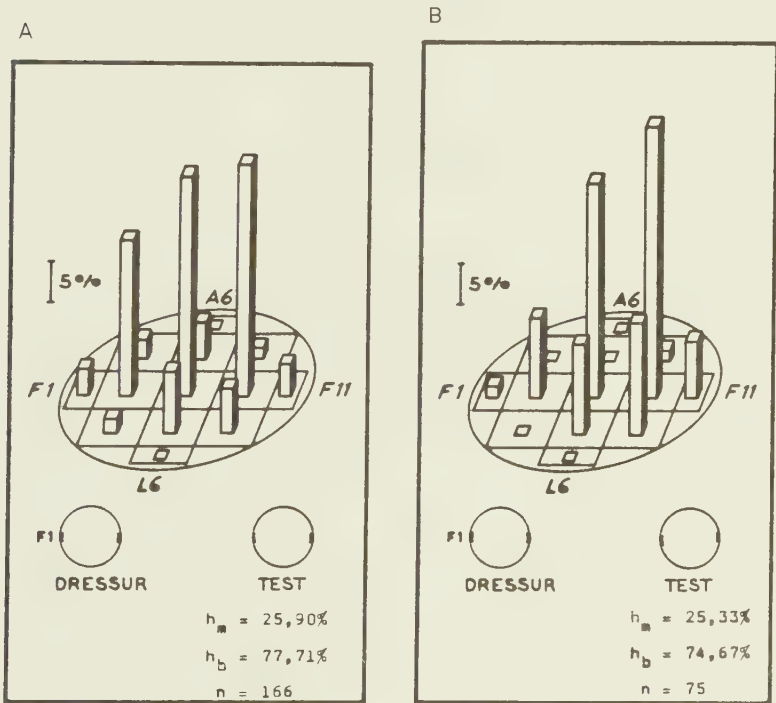


Abb.65: A. Verteilung der möglichen Entscheidungen (überflogene Löcher aufgrund der Einzelbild-Analyse).
 B. Verteilung der gleichzeitig protokollierten Entscheidungen.

Stunde, während die Auswertung des Filmstreifens, der den gleichen Test betraf, mehrere Tage in Anspruch nahm! Ein weiteres Beispiel zeigt Abb.66: Die mühsame Auswertung der 1762 Einzelbilder bei einem Test ohne Marke bringt nicht mehr Information als die Auswertung der Testprotokolle bei der gleichen Testart (Abb.33.A, Seite 84).

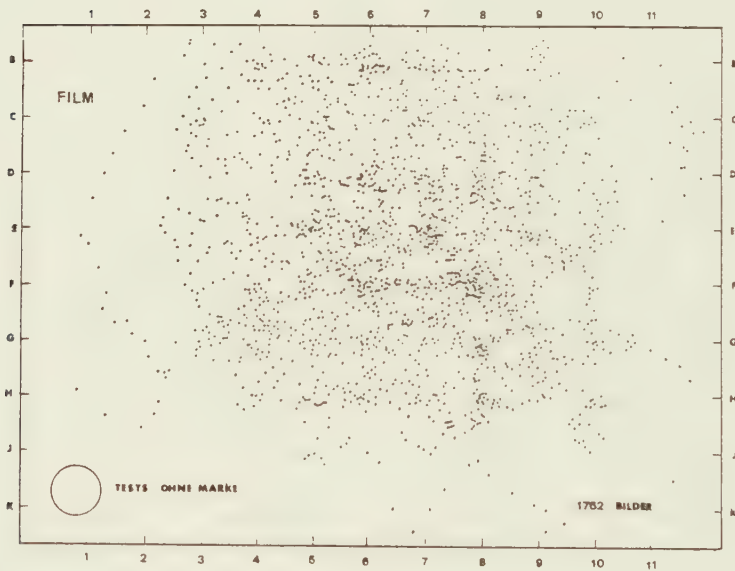


Abb.66: Einzelbild-Analyse bei Test ohne Marke (Kontrolltest), zwei Filmszenen (zwei Bienen) zusammengefasst. Vergleiche dazu Abb.33.A.

7.2. Aufnahmen in Lateralansicht

Bei den Aufnahmen von lateral musste der Mattscheibenzylinder entfernt werden, so dass bei den gefilmten Tests keine Marke geboten werden konnte. Die Aufnahmen galten der Abklärung der Frage, in welcher Raumlage sich der Kopf und somit die Augen der Biene während der Suchphase befanden. Zur Auswertung gelangten nur gut fokussierte Bilder, bei denen es möglich war, die Längsachse (bei den Grossaufnahmen auch die Silhouette) der fliegenden Biene exakt nachzuzeichnen. Berücksichtigt wurden nur Bilder, die die Biene im freien Flug in unmittelbarer Nähe der Löcherplatte zeigten.

Anhand der Einzelbilder ($n = 109$) wurde der Winkel β zwischen der Körperlängsachse und einer horizontalen Bezugslinie, anhand der Grossaufnahmen ($n = 12$) der Winkel γ zwischen Längsachse und Kopftangente gemessen (Abb.67). Die Messungen ergaben für den Winkel β den Mittelwert $\bar{\beta} = 22,6^{\circ}$ ($SA = 7,1^{\circ}$), für den Winkel γ den Mittelwert $\bar{\gamma} = 86,5^{\circ}$ ($SA = 7,9^{\circ}$).

Eine ähnliche, viel umfangreichere ($n = 625$) Untersuchung führte FLATT (1976) durch. Flatt mass den Winkel α (Abb.67) zwischen der Kopftangente und der Horizontalen und berechnete für diesen Winkel den Mittelwert $\bar{\alpha} = 71,7^{\circ}$ ($SA = 2^{\circ}$). Dieser Wert ergänzt die oben erwähnten Mittelwerte von β und γ zu $180,8^{\circ}$. Die Messungen von Flatt und die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Messungen stimmen demnach gut überein.

Die in recht engen Grenzen konstant gehaltene Kopflage der Biene während des Fluges liefert die Voraussetzung für jegliche Sehfeldspezifität bei der Mustererkennung (Kapital 2 der Diskussion). Da sich in vielen Fällen die Suchphase mit

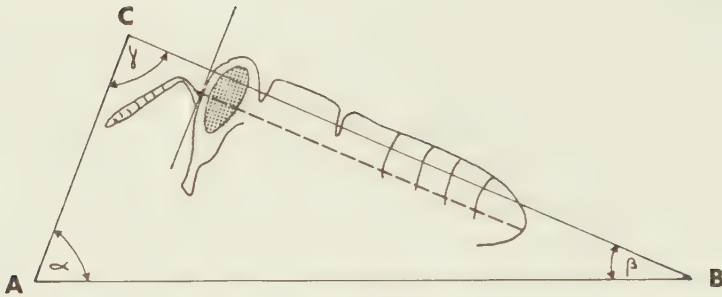


Abb.67: Die räumliche Lage des Kopfes der fliegenden Biene in der Suchphase, Mittelwerte der gemessenen Winkel:

$$\alpha = 71,7^{\circ} \text{ (FLATT 1976)}$$

$$\beta = 22,6^{\circ}$$

$$\gamma = 86,5^{\circ}$$

$\overline{A-B}$ = horizontale Bezugslinie (mitphotographiert)

$\overline{B-C}$ = Körperlängsachse, als Verbindungslinie von Antennenansatz und prominentestem Abdomenpunkt definiert (gestrichelte Linie)

$\overline{C-A}$ = An Clypeus und Frons gelegte Kopftangente

der Entscheidungsphase deckt, kann wie bei WEHNER (1972), JENNI (1972), FLATT (1976) und WEHNER und FLATT (1977) geschlossen werden, dass die Biene am Entscheidungspunkt die Möglichkeit hat, das gesehene Bild augenregionspezifisch mit dem erlernten Bild zu vergleichen, ohne dabei auf zentraler gelegener neuronaler Ebene ihre Eigenbewegung mit der daraus entstehenden retinalen Bildverschiebung verrechnen zu müssen. Dieser Sachverhalt gilt demnach für das Formenerkennen im nicht-frontalen Sehfeld gleichermassen wie im frontalen.

8. Suchzeiten

Bei der Auswertung der Suchzeiten (siehe II.4.1) wurden nur die Messungen nach Erreichen des Lernplateaus berücksichtigt. Es liegen 1732 solche vor. Pro Dressur wurde ihr Mittelwert $\bar{t}_i$ berechnet und auf Korrelation mit den je Dressur erzielten Wahlhäufigkeiten h_{b_i} geprüft (Abb.68).

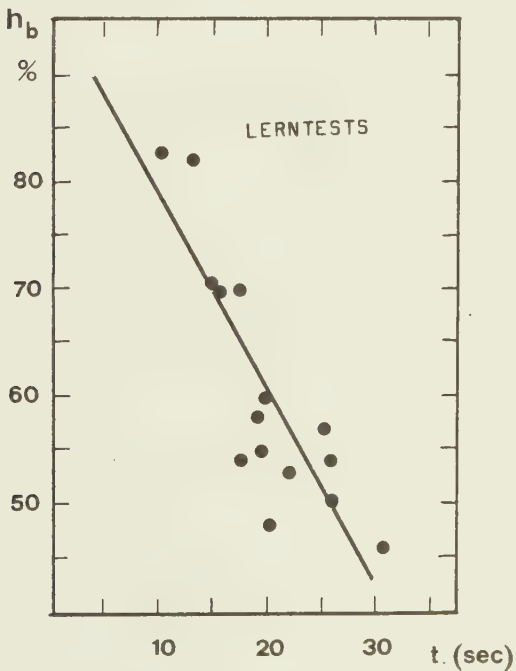


Abb.68: Regression zweiter Art zur Untersuchung der Korrelation zwischen den erzielten Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband (Ordinate) und den gemessenen Suchzeiten bei den Lernflügen (Abszisse). $r = 0,79$, Signifikanz gegen Null $p < 0,005$ (App.II.C.33.30).

STEINMANN (1973) hat bei seinen Osmia-Versuchen die Suchzeiten als einziges Kriterium für Erfolg oder Misserfolg der Versuche bewertet. In der vorliegenden Arbeit wurde zwar in erster Linie auf die Anflugfrequenz pro Lochposition geachtet, doch liefern die Suchzeiten ergänzende Daten: Die Suchzeiten bei der Dressur sind streng mit den Resultaten der Lerntests (ebenfalls ab Plateau der Lernkurve) korreliert: Je reizwirksamer die gebotene Marke, desto schneller finden die Bienen das belohnte Loch.

9. Testdauer

Die Dauer der einzelnen Tests wurde den Bienen nicht vorgeschrieben (siehe II.4.2): Der Test wurde jeweils abgebrochen, wenn die getestete Biene die Apparatur verliess und länger als 15sec nicht mehr betrat. Die Dauer des Suchverhaltens zwischen den kurzen Austritten wurde gestoppt (effektive Testdauer). Sie betrug im Durchschnitt aller Tests 117,9sec, unterlag jedoch grossen Schwankungen ($SA = 43,12sec$). Folgende Untersuchung diente der Abklärung der Frage, ob die unterschiedliche Motivation der Bienen zur Ausführung des Suchverhaltens von der Reizwirksamkeit der gebotenen Marke abhängt. Bei dieser Untersuchung konnten alle Testarten (nicht nur die Lerntests, wie unter IV.8) berücksichtigt werden.

Abb.69 zeigt die Ergebnisse der Regressionsanalyse: Zwischen der Testdauer und den erzielten Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband besteht keine Korrelation (App.II.C.33.29).

Dieses Ergebnis ist sehr wichtig, denn es schliesst die Möglichkeit aus, dass die Bienen bei einer anderen Gelegenheit (z.B. unter veränderten Wetterbedingungen oder bei veränderten Trachtverhältnissen) andere Wahlhäufigkeiten

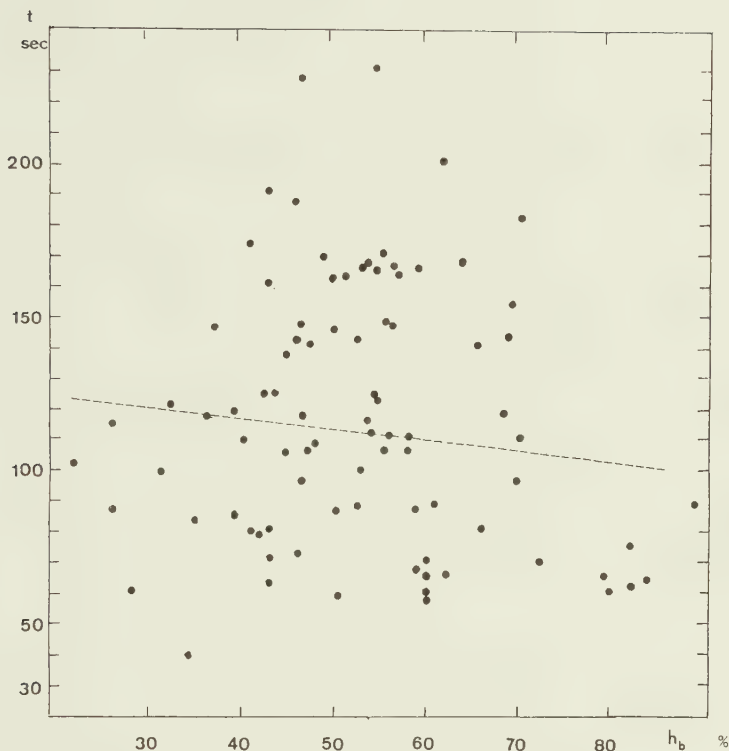


Abb.69: Regression zweiter Art zur Untersuchung der Korrelation zwischen den effektiven Testzeiten (Ordinate) und den erzielten Wahlhäufigkeiten h_b auf das Markenband (Abszisse).

$$r = -0,075; \quad 0,4 < p < 0,5.$$

erzielt hätten. Die Wahlhäufigkeiten variieren in Abhängigkeit von der Reizwirksamkeit der gebotenen Marke und nicht aufgrund der Motivation der Bienen.

10. Austritte

Die Anzahl der Austritte (=Verlassen der Apparatur während des Tests) wurde ebenfalls protokolliert (siehe II.4.2). Der letzte Austritt, nämlich der, der länger als 15sec dauerte, war der Anlass zur Unterbrechung des Tests (siehe 9). Die Anzahl der Austritte kann natürlich nicht absolut beurteilt werden: Massgebend ist ihr Verhältnis zur Testzeit oder zur Anzahl getroffener Entscheidungen, d.h. wie lange die Biene Entscheidungen traf, bevor sie die Apparatur verliess, oder wie viele Entscheidungen sie pro Austritt traf. Die durchschnittliche Testdauer ist mit der durchschnittlichen Anzahl getroffener Entscheidungen pro Test bei allen Testarten streng korreliert ($r = 0,9$, Signifikanz gegen Null $p < 0,001$, siehe App.II.C.33.28).

In erster Linie wurde das Kriterium (Anzahl Entscheidungen)/(Anzahl Austritte) gewählt, weil diese Daten sicher genauer gemessen werden konnten als die effektive Testdauer. Dieser Quotient wird im folgenden kurz n/A genannt. Er liegt im Durchschnitt aller durchgeführten Tests bei $\overline{n/A} = 30,74$ und ist mit einer Standardabweichung von $\pm 18,6$ grossen Schwankungen unterworfen. Diese können ein Ausdruck der Motivation der Bienen oder aber eine Konsequenz der unterschiedlichen Reizwirksamkeiten der gebotenen Testmarken sein. Folgende Untersuchung diente der Abklärung dieser Frage:

Bei jeder Testart wurde n/A der betreffenden Wahlhäufigkeit h_b gegenübergestellt. (Alle Daten ab Plateau der Lernkurve, Spezialversuche unberücksichtigt.) Die Regressionsanalyse (90 Datenpaare) ergibt $r = -0,0018$, Signifikanz gegen Null $0,975 < p < 0,98$. Die Austrittsfrequenz ist also mit der Reizwirksamkeit der jeweils gebotenen Marke nicht korreliert. Sie muss ähnlich wie die Testdauer (siehe IV.9) von

der Motivation der Biene abhängen. Tatsächlich sind die Werte n/A und die Testdauer korreliert (90 Datenpaare, $p < 0,005$).

11. Streuungsmasse

Als Streuungsmasse dienen in der vorliegenden Arbeit die Standardabweichungen der Schlussresultate der einzelnen Bienen (App.II.A.3.1). Im App.I.C.2.1-21 sind diese inter-individuellen Streuungen nebst den Ergebnissen der jeweiligen Schlusssauszählung für jeden Versuch angegeben. Sie sind auch bei den Signifikanztests nach dem Verfahren B.1.1 (App.II.B) verwendet worden.

Da jede Biene bei jeder Testart jeder Serie mehrmals getestet worden ist, lassen sich zwei weitere Streuungsmasse berechnen: Die Gesamtstreuung, d.h. die Standardabweichung der Ergebnisse aller Tests aller Bienen und die intra-individuelle Streuung, die die Standardabweichung der Ergebnisse aller Tests jeder Einzelbiene angibt.

Anhand der Lerntests sind für alle Serien alle drei Streuungsmasse berechnet worden. Tab.9 zeigt das Ergebnis: Die Gesamtstreuungen unterscheiden sich kaum von den mittleren Werten der intra-individuellen Streuungen. Bei beiden Berechnungen ist jeder Test einzeln für sich betrachtet worden. Die inter-individuellen Streuungen jedoch sind in allen Fällen - wenn auch nicht immer signifikant - kleiner als die intra-individuellen. Dieser Befund ändert freilich nichts an den in IV.1 - IV.10 gezogenen Schlussfolgerungen; denn der Vergleich der verschiedenen Versuchsergebnisse betrifft nebst den Mittelwerten und deren Streuungen auch die jeweiligen Ergebnisse der Schlusssauszählungen (siehe III.A.3.3). Bei der statistischen Analyse berücksichtigt allein das Prüfverfahren B.1.1 (siehe App.II.B) die inter-individuellen Standardab-

Serie	Total	intra	inter	N	n	B
Kontr. hor.	11,81	11,04	10,64	27	917	3
Kontr. vert.	12,87	13,27	2,12**	29	1707	4
2 Str. hor.	9,71	8,16	5,93	17	1176	2
2 Str. vert.	11,64	8,86	6,95	28	2143	7
2 Str. schr.	12,96	12,98	3,39**	9	1180	3
180°	8,99	8,87	3,34	14	2072	3
157,5°	8,91	9,00	2,68*	11	746	3
135°	9,89	10,39	2,33**	31	2623	5
112,5°	6,77	6,48	2,04*	12	837	4
90°	8,48	8,04	3,30**	14	1175	4
67,5°	7,50	5,82	1,74**	16	1415	3
45°	8,85	7,19	2,48	19	2021	3
22,5°	8,34	5,61	5,55	23	1469	4
0°	8,48	5,98	5,32	27	2249	4
Null I	11,17	10,56	1,22**	44	2574	4
Null II	12,48	12,23	1,70*	36	1984	3
Null III	9,43	9,23	3,31	18	1320	3
Null IV	7,66	6,49	5,35	17	1312	3

N = Anzahl Tests

n = Anzahl Entscheidungen

B = Anzahl Bienen

* = Unterschiede intraind.-interind. signifikant $p < 0,05$

** = Unterschiede intraind.-interind. signifikant $p < 0,01$

Tab.9: Totale, inter-individuelle und intra-individuelle Standardabweichungen bei den Lerntests aller Serien. Die Varianzanalyse ergibt zwischen den totalen und den intra-individuellen Varianzen (s^2 , siehe App. II.B.2) in keinem einzigen Fall Signifikanz. Hingegen sind die inter-individuellen Varianzen ausnahmslos kleiner als die intra-individuellen.

weichungen. Die statistischen Prüfungen beschränken sich nicht auf dieses Testverfahren.

Es konnte unter IV.9 gezeigt werden, dass die Testdauer mit der Reizwirksamkeit der gebotenen Marke nicht korreliert ist. Allerdings ergeben kurze Tests kleine Stichproben, denn die Anzahl der getroffenen Entscheidungen ist mit der Testdauer streng korreliert (App.C.33.28). Kleine Stichproben können aber rein zufällig vom wahren Mittelwert der Grundgesamtheit abweichen. Das dürfte der Grund für die grösseren Abweichungen zwischen den einzelnen Tests (totale und intra-individuelle Standardabweichungen) sein. Fasst man jedoch mehrere kleine Stichproben zusammen, kommen die berechneten Wahlhäufigkeiten dem wahren Mittelwert umso näher, je grössere Stichproben man verwendet.

In der vorliegenden Arbeit stellen die Schlussergebnisse jeder Biene (pro Testart, je Versuchsserie) solche grossen, zusammengefassten Stichproben dar.

V. DISKUSSION

1. Suchstrategie

Den Schlussergebnissen jedes Versuchs kann die Verteilung der getroffenen Entscheidungen, nicht aber deren zeitliche Reihenfolge entnommen werden. Der Frage, ob die ortsdressierte Biene die einzelnen Lochpositionen nach einem Zufallsmuster abrastert oder ob sie eine bestimmte Suchstrategie verfolgt, kommt jedoch bei der Beurteilung der erhaltenen Verteilungen eine grundlegende Bedeutung zu:

Der in Abb.65 (Seite 129) dargestellte Vergleich zwischen den "möglichen Entscheidungen" (überflogene Löcher) und den tatsächlich getroffenen Wahlen zeigt, dass mit der Häufigkeit der Entscheidungen auf das Markenband eine bevorzugte Suchrichtung entlang dieses Bandes Hand in Hand gehen muss. Folgende Untersuchung bestätigt diesen Schluss: Anhand der Einzelbildanalyse der Tests mit Marke (Abb.64, Seite 128) wurden je zwei Löcher, die nacheinander überflogen wurden, durch einen Pfeil in Suchrichtung miteinander verbunden. Vier Richtungskategorien wurden gebildet: Flugrichtung horizontal, vertikal, von unten rechts nach oben links und von oben rechts nach unten links oder umgekehrt.

Abb.70 zeigt das Resultat: Die bevorzugte Suchrichtung verläuft - statistisch sehr gut gesichert (App.II.C.28) - horizontal, während sich die Häufigkeiten der drei anderen Suchrichtungen nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Bei Dressuren mit Marken konnte aus den Resultaten aller Versuchsserien geschlossen werden, dass die gebotene Marke eine Bevorzugung des Markenbandes bewirkt. Da diese Bevor-

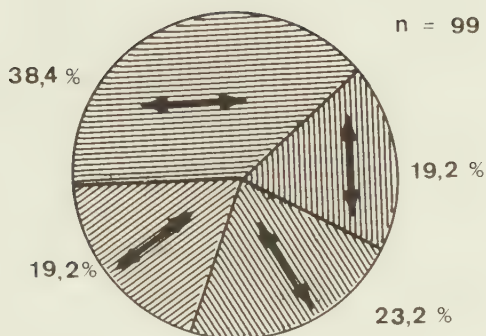


Abb.70: Auswertung der Filmaufnahmen in Bezug auf die Suchrichtung. Test wie Dressur (zwei Streifen horizontal).

zugung mit der Präferenz einer bestimmten Suchrichtung korreliert ist (Abb.70), könnte eine spontan bevorzugte Suchrichtung, unabhängig von der Reizwirksamkeit der gebotenen Marke, die Wahlhäufigkeiten beeinflussen. Die Schlussfolgerung, dass Marken, die ein horizontales Band definieren, reizwirksamer sind als solche, die ein vertikales Band definieren (siehe Abb.32, Seite 83), wäre voreilig oder falsch, wenn die Bienen auch ohne Marken bevorzugt in horizontaler Richtung suchten. Letzteres vermutet ANDERSON (1977a,b), doch die Bevorzugung der horizontalen Flugrichtung könnte eine Konsequenz seiner Versuchsanordnung sein: Bei ANDERSON's Versuchen wie auch bei allen Versuchen von WEHNER (siehe Literaturverzeichnis), FLATT (1976) und LEHRER (1977) hatten die Bienen zwischen zwei nebeneinander gebotenen Mustern zu wählen. Der Multiporus ermöglicht nun Suchflüge in jeder Richtung, womit sich die Frage nach einer möglichen Präferenz einer bestimmten Suchrichtung leicht untersuchen lässt. Um den Einfluss von Marken auszuschliessen und somit spontane Tendenzen erfassen zu können, wurde diese Untersuchung anhand der Nullserien I+II

vorgenommen. Den Bienen stand bei diesen Versuchen (siehe II.6.1 und IV.2) weder während der Dressur noch während den Tests eine Marke zur Verfügung.

Aus den Nullserien I und II wurden 16 Tests ausgewertet: 8 Tests aus jeder Serie, davon 4 (beliebige) Tests vom Anfang der Dressur und 4 (beliebige) Tests aus der Schlussphase der Dressur. Auf den Testblättern wurden bei jedem Test die nacheinander gewählten Löcher mit einem Pfeil verbunden. Zwischen Löchern, deren Abstand mehr als 15cm betrug (d.h. wenn mehr als zwei Löcher übersprungen worden waren), wurde kein Pfeil gezogen. Solche Abstände deuten auf einen Unterbruch der zusammenhängenden Entscheidungssequenz hin. Auch solche Löcher wurden nicht miteinander verbunden, zwischen denen das Protokoll "Austritt" oder "zielloses Herumfliegen" (siehe II.4.2) vermerkte.

Die zu Anfang und Ende der Dressur durchgeführten Tests unterscheiden sich bezüglich der Verteilung der Suchrichtungen so geringfügig voneinander, dass die Ergebnisse zusammengefasst werden können. Abb.71 zeigt, dass keine der betrachteten Richtungen von den Bienen bevorzugt wird. Zwischen den Maximal- und Minimalwerten bestehen keine signifikanten Unterschiede (App.II.C.28). Die signifikant höhere Bevorzugung des Markenbandes bei horizontal gebotenen Marken kann demnach nicht aufgrund einer spontan bevorzugten Suchstrategie zustande gekommen sein.

Die Bevorzugung einer bestimmten Suchrichtung (Abb.70) muss daher eine Konsequenz der Reizwirksamkeit der Marke sein und nicht vice versa.

Dass sich eine konditionierte Suchstrategie auf die erzielten Wahlhäufigkeiten auswirkt, zeigt folgender Spezialversuch: Nach einer sehr langen Dressur ohne Marke (Nullserie II)

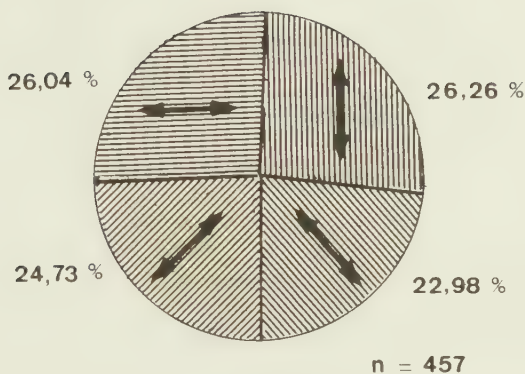


Abb.71: Auswertung der Nullserien I+II in Bezug auf die Suchrichtung. Tests ohne Marke nach Dressur ohne Marke.

wurde den Bienen eine Doppelmarke geboten (zwei Streifen horizontal). Abb.72 zeigt das Resultat dieser Umdressur anhand der Ergebnisse der Lerntests und der Verfolgungstests (ab Plateau der Umlernkurve). Als Vergleich dient jeweils die gleiche Dressur, bei der die Marke von Anfang an geboten wurde. Die Unterschiede sind statistisch sehr gut gesichert (App.II.C.29.1, 29.2): Die bei der Umdressur erzielten Wahlhäufigkeiten liegen tiefer als bei der Vergleichsdressur, wofür allein die Vordressur (ohne Marke) verantwortlich sein kann: Die Bienen könnten sich dabei eine ziellose Suchstrategie angeeignet haben, die sie später daran hinderte, die nun gebotene Marke ebenso effektiv als Orientierungshilfe zu verwenden, wie das den Bienen möglich war, die eine gezielte Suchstrategie von Anfang an erlernen konnten. Wenn diese Ueberlegungen stimmen, muss sich die erlernte Suchstrategie auch in Abwesenheit der Marke (bei den Kontrolltests) in einem Restbetrag der Wahlhäufigkeiten manifestieren, der allein aufgrund der Suchstrategie zustande gekommen ist. Das ist tatsächlich der Fall: Die Kontrolltests bei den Markenserien gelingen oft besser als die Lern-

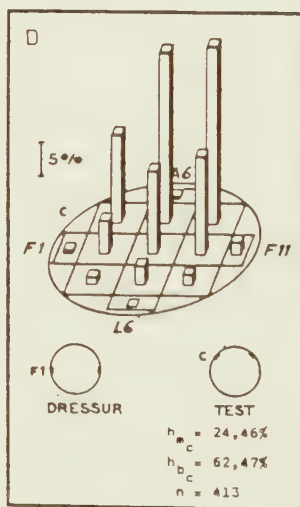
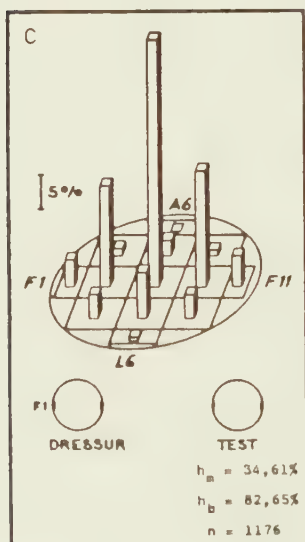
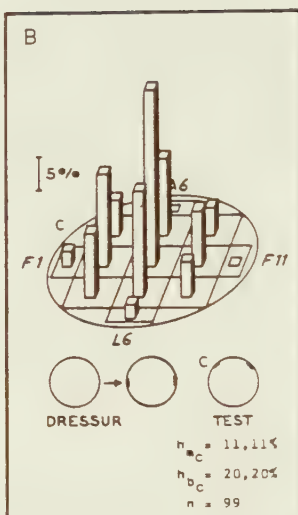
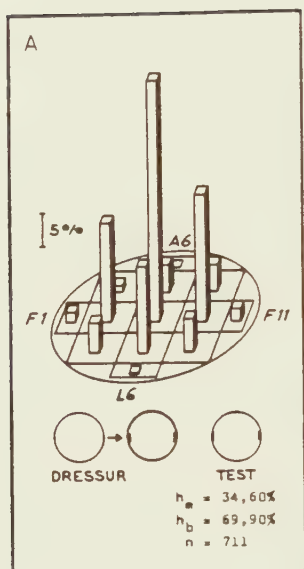


Abb. 72: Umdressur auf zwei Streifen horizontal nach Dressur ohne Marke:

A. Ergebnisse der Lerntests.

B. Ergebnisse der Verfolgungstests.

Vergleiche dazu C und D: Ergebnisse der gleichen Versuche, bei denen die Marke jedoch von Anfang an geboten wurde.

tests bei den Nullserien (App.II.C.7), wobei nach Dressuren auf besonders reizwirksame Marken bei den Kontrolltests höhere Wahlhäufigkeiten erzielt werden als nach Dressuren auf schwach reizwirksame Marken (siehe Abb.19 in IV.3.3). Abb.73 zeigt die Ergebnisse der Auswertung der Filmaufnahmen bezüglich der Suchstrategie bei Tests ohne Marke (nach Dressur mit Marke): Die horizontale Suchrichtung wird immer noch gegenüber der vertikalen deutlich bevorzugt (App.II.C.28). Die Suchstrategie, die sich die Bienen während der Dressur aneignen, wirkt sich also auch dann noch aus, wenn die Marke beim Test fehlt. Sie manifestiert sich in dem oben erwähnten "Restbetrag", der den Unterschied zwischen den Ergebnissen der Kontrolltests und den Ergebnissen der Nullserien ausmacht.

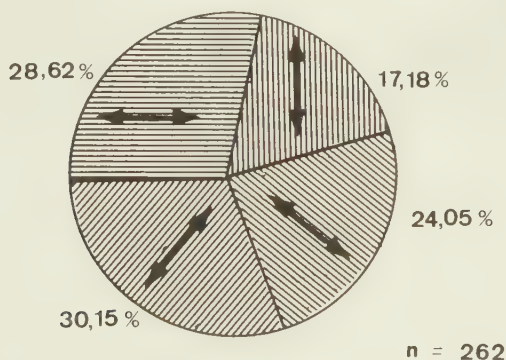


Abb.73: Auswertung der Filmaufnahmen in Bezug auf die Suchrichtung. Tests ohne Marke nach Dressur mit Doppelmarke (zwei Streifen horizontal).

Die erlernte Suchstrategie dürfte auch dafür verantwortlich sein, dass Zerlegungstests (siehe IV.4.2.4) und Verschmälierungstests (IV.4.2.5 und IV.4.3.4) die Orientierungsleistung der Bienen nicht signifikant verschlechtern, obwohl sich solche quantitativen Parameter auf die Dressurergebnisse sehr wohl auszuwirken vermögen (siehe Kapitel 4 der Diskussion).

2. Sehfeldspezifische Unterschiede bei der optischen Lokalisationsleistung

Bei früher durchgeführten Untersuchungen (WEHNER, JENNI, FLATT, LEHRER, siehe Literaturverzeichnis) wurden die Muster allein auf einer frontal anvisierten vertikalen Ebene geboten. Abb.74 zeigt, wie durch die Kombination dieser Versuchsanordnung mit der Versuchsanordnung von Multiporus das ganze Sehfeld der Biene (ausgenommen die extrem posterior liegenden Ommatidien) erfasst werden kann.

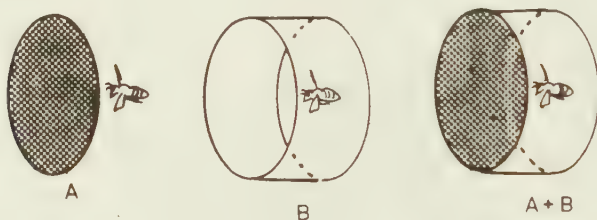


Abb.74: Zur Definition von frontalem (A) und "nicht-frontalem" Sehfeld (B).

In Wirklichkeit kann die Kombination beider Untersuchungsmethoden den anatomischen Verhältnissen des Bienen Auges nur in grober Annäherung Rechnung tragen. Der Uebergang vom frontalen zum nicht-frontalen Sehfeld erfolgt natürlich graduell. Ein Fischaugenbild (Abb.75), das die optische Umwelt, wie sie sich der anfliegenden Biene beim Fixieren der zentralen Position F6 bietet, gewissermassen auf ein sphärisches Auge abbildet, demonstriert diesen Sachverhalt.

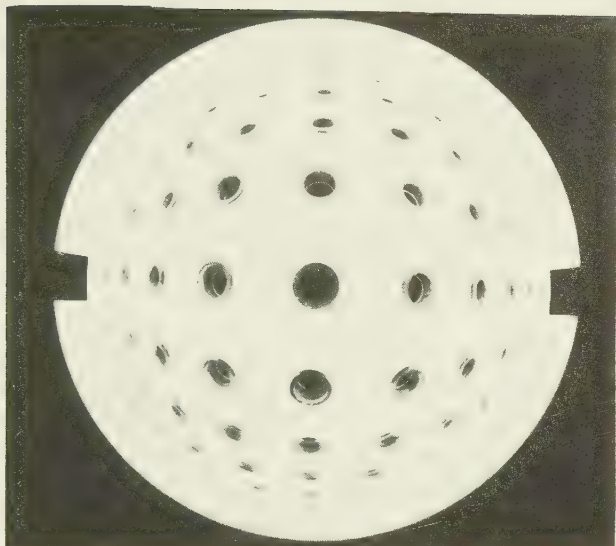


Abb.75: Eine Aufnahme des Zylinderinneren aus der Entfernung $d = 65\text{mm}$ vom Belohnungsloch (Mitte). Fischaugen-Objektiv Nikon, Nikkor 180° , Auto $1:2,8$, $f = 8\text{mm}$. Am Rande der Multiporusplatte sind die an der Zylinderinnenwand angebrachten Marken (zwei Streifen horizontal) zu erkennen. Photo R.Wehtner.

Abb.76 zeigt, wie die Reizwirksamkeit einer Marke im frontalen Sehfeld in Abhängigkeit von der Sehfeldposition variiert (WEHTNER 1972b): Am stärksten wird der schwarze Sektor im unteren frontalen Sehfeld beachtet. Hier findet auch die genaueste Musterunterscheidung statt (vgl. die Unterscheidung von Streifenmustern unterschiedlicher

räumlicher Frequenz, LEHRER 1977). Das gleiche Musterelement verliert an Reizwirksamkeit, je weiter es nach lateral und nach oben versetzt wird.



Abb.76: Die Bedeutung der Sehfeldposition eines Musterelementes für die Musterunterscheidung der Biene im frontalen Sehfeld. Nach Dressur auf eine frontal gebotene weisse Scheibe wurde ein schwarzer Sektor in Abständen von 30° in verschiedenen Positionen in die weisse Scheibe eingefügt und gegen die Dressurscheibe getestet. Ordinate: Normierte Wahlhäufigkeiten für das jeweilige Testmuster. Aus WEHNER (1972b).

Im nicht-frontalen Sehfeld kommt lateral gebotenen Marken die grösste Bedeutung für die Lokalisation eines Raumpunktes auf vertikaler Ebene zu (Abb.41, Seite 98). Ventral gebotene Marken erweisen sich dagegen als gleich reizschwach wie dorsal gebotene.

Die physiologische Bedeutung der gefundenen Unterschiede ist leicht einzusehen. Das Ziel einer fliegenden Biene (Blüte,

Anflugsloch des Stocks) liegt meist im unteren frontalen Sehfeld der Biene. Die stets gegenwärtige Marke, die die Biene in ihrem nicht-frontalen Sehfeld sieht, die Horizontlinie, liegt dagegen lateral.

Ob beide Leistungen - das Erkennen eines Objekts und dessen Lokalisation - von gleichen neuronalen Subsystemen erbracht werden, ist zur Zeit (jedenfalls in der Wirbeltier-Sehphysiologie) Gegenstand der Diskussion (vgl. EWERT 1972). Siehe dazu auch Kapitel 3 der Diskussion.

Die gefundenen funktionellen Unterschiede zwischen verschiedenen Sehfeldregionen der Biene lassen sich zur Zeit noch schlecht mit anatomischen Spezialisierungen korrelieren. Es liegt nahe, für die regional unterschiedliche Reizwirksamkeit der betrachteten Musterelemente die Sehschärfe verantwortlich zu machen - ein Begriff, unter dem hier anatomisch und physikalisch bedingte Leistungen des Auflösungsvermögens und der Kontrastübertragung zusammengefasst werden sollen. Allerdings (ganz abgesehen davon, dass die getesteten Musterelemente in ihren Abmessungen viel zu gross waren, um für Sehschärfetests geeignet zu sein) findet sich bei der Biene kaum eine Korrelation zwischen der Sehschärfe und den gefundenen funktionellen Spezialisierungen der verschiedenen Augenbereiche: Nach den (allerdings anatomischen, nicht optischen) Divergenzwinkelmessungen von BAUMGARTNER (1928) und del PORTILLO (1936) ergeben sich zwischen oberer und unterer Hälfte des frontalen Sehfeldes kaum Unterschiede. Die in Abb.76 dokumentierte unterschiedliche Bedeutung eines im oberen und unteren frontalen Sehfeld gebotenen Musterelementes spiegelt sich demnach nicht in entsprechenden Asymmetrien der Divergenzwinkelverteilung wider. Im nicht-frontalen Sehfeld liesse sich aufgrund der Versuchsergebnisse (Abb.41, Seite 98) erwarten, dass die Divergenzwinkel am dorsalen Pol des Auges grösser als am ventralen sind (siehe Hinweise bei EDRICH und

von HELVERSEN 1976) und im lateralen Augenbereich dagegen kleiner. Messungen aus dem mittleren Augenbereich der Honigbiene, *Apis mellifera*, und der Wüstenameise, *Cataglyphis bicolor*, wurden von EHEIM und WEHNER (1972) durchgeführt, doch stehen systematische optische Messungen zum Oeffnungswinkel bei der Honigbiene zur Zeit noch aus. Bei der Gottesanbeterin, *Tenodera australasiae*, konnte ROSSEL (1979) zeigen, dass die räumliche Verteilung der Oeffnungswinkel streng mit der Verteilung der Divergenzwinkel korreliert ist. Es könnte daher schon eine der beiden Untersuchungen viel zur Abklärung dieser Frage beitragen. Bis dahin lässt sich jedoch die unterschiedliche Bedeutung, die lateral, dorsal und ventral gebotenen Marken für die optische Lokalisation eines Raumpunktes zukommt, noch nicht mit entsprechenden regionalen Unterschieden in der "Sehschärfe" des Bienenauges korrelieren.

Auch bei anderen Arthropoden sind solche Korrelationen nicht immer offensichtlich. *Drosophila* nähert sich einem schwarzen Vertikalstreifen, indem sie ihn durch dauernde Körpersakkaden in einer 20° - 30° seitlich der Medianen gelegenen Augenregion zu halten versucht (WEHNER 1979). Ähnlich zeigen fixiert fliegende Stubenfliegen (*Musca domestica*) die grössten Drehtendenzen auf visuelle Reize, wenn diese 20° - 30° seitlich der Medianen geboten werden (REICHARDT 1973), ohne dass sich bei Fliegen in diesem Augenbereich retinale Spezialisierungen finden liessen (KIRSCHFELD 1967, BRAITENBERG 1970). Bei der Krabbe (*Leptograpsus variegatus*) induzieren Umfeldbewegungen die stärksten optokinetischen Augenzielreaktionen, wenn sie im lateralen Sehfeld geboten werden. Auch in diesem Fall lassen sich in dieser Region keine Spezialisierungen im Ommatidienraster feststellen (SANDEMAN 1978).

Andererseits existiert eine Reihe sehr treffender Beispiele für Korrelationen zwischen bestimmten visuellen Leistungen und Besonderheiten in den optisch-physikalischen Parametern des Komplexauges. Diese betreffen vor allem die heute so aktuellen Befunde über Fovea-Strukturen, die zwar schon von einer Reihe älterer Autoren bemerkt, aber erst in jüngster Zeit (HORRIDGE 1977a,b, ROSSEL 1979, COLLETT und LAND 1978, SHERK 1978) in Komplexaugen von Fangheuschrecken, Libellen und Fliegen beschrieben worden sind. In diesen Foveae bewirken grössere Facetten und kleinere Divergenzwinkel zwischen benachbarten Ommatidien erhöhte Bildauflösung. In den untersuchten Fällen dienen diese Fovearegionen dem Fixieren und Erkennen visueller Objekte. Durch aktive Bewegungen des Kopfes oder des ganzen Körpers versucht das Insekt, das relevante Objekt in diese "Fixierregion" zu bringen und dort zu halten. Bei den einzelnen Arten ist dabei die Lage der Fovea im Gesamtsehfeld gut mit den Raumrichtungen korreliert, in denen die für die Art wichtigen Objekte im Biotop normalerweise auftreten. Dementsprechend gibt es bei verschiedenen Arten dorsale, frontale und sogar fronto-ventrale Foveae. Bei Libellen (LEVIN und MALDONADO 1978, SHERK 1978, LAUGHLIN und MCGINNESS 1978) können in einem Komplexauge sogar mehrere Foveae auftreten. Die Bienen besitzen keine räumlich abgrenzbare Augenregion, die aufgrund des Facettenrasters als Fovea angesprochen werden könnte.

Neben der Fixation kleiner visueller Objekte lässt möglicherweise auch die Horizontdetektion Korrelationen mit retinalen Besonderheiten zu: Bei der Wüstenameise (*Cataglyphis bicolor*) ist eine Augenregion, die auf der Grenze zwischen zwei Populationen von Retinula-Typen (siehe HERRLING 1976) liegt, genau auf den natürlichen Horizont gerichtet (RAEBER 1979).

Zur Frage, inwieweit die Verteilung spektraler Rezeptortypen mit visuellen Detektions- und Lokalisationsleistungen korreliert

ist, lassen sich vorerst noch keine detaillierten Aussagen machen. Die Biene weist ventral eine höhere relative Grünempfindlichkeit auf als dorsal (FRISCHKNECHT 1975, BERNARD und WEHNER 1980). Gleichzeitig sind die Grünrezeptoren im ventralen Augenbereich besser repräsentiert als im dorsalen (GRIBAKIN 1972). Spektral sind terrestrische Objekte, die sich ja vorwiegend auf die untere Sehfeldhälfte abbilden, durch Reflexionsunterschiede vor allem im langwelligen Bereich ausgezeichnet. Die Möglichkeit, dass die Musterdetektion an die Grünrezeptoren gebunden ist (wie die e-Vektor-Analyse an die UV-Rezeptoren, was von HELVERSEN und EDRICH 1974 bei der Biene und DUELLI und WEHNER 1973 bei der Ameise fanden) gilt es noch zu prüfen. Sie ist nicht unwahrscheinlich, werden doch auch die optokinetischen Reaktionen von den langwelligen Rezeptoren gesteuert (von HELVERSEN 1972, LABHART 1973, WEHNER 1979).

3. Retinaler Bildvergleich

Die Lage der Marke im Sehfeld erweist sich bei allen in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Versuchen als der relevante Parameter bei der Orientierungsleistung der Bienen: Die Dressurergebnisse zeigen, dass diese Leistung in Abhängigkeit von der Sehfeldposition, in der die Marke geboten wird, variiert (vgl. Abb.41, Seite 98), und die Resultate der Verfolgungstests beweisen, dass die Marke nur dann eine brauchbare Orientierungshilfe bietet, wenn es der Biene gelingt, sie in die gleiche Sehfeldposition zu bekommen, in der sie ihr während der Dressur erschienen ist (vgl. Abb.27, Seite 74). Diese Leistung kann nur im weitesten Sinn als "Mustererkennung" angesprochen werden, denn die zentrale Forderung an einen Mustererkennungsmechanismus ist, Lageinvarianz zu gewährleisten. An den Mechanismus der "sehfeldspezifischen Mustererkennung" der Biene müssen deshalb andere Forderungen gestellt werden.

Bereits frühere Versuche gaben Anlass zur Vermutung, dass die Biene während des Fixierens einer optischen Marke (Röhrenöffnung) ein retinales Bild aller Umgebungsmarken lagekonstant einspeichert (WEHNER 1972). Durch Ausschalten spezifischer Augenregionen liess sich diese Lagekonstanz direkt beweisen (JENNI 1972, FLATT 1976, WEHNER und FLATT 1977). Marken, die bei konstanter Flughaltung der Biene (Fixationshaltung) auf überlackierte Augenbereiche fallen, werden von den Bienen ignoriert. Die Biene könnte zwar - da sie ja frei und nicht fixiert fliegt - durch rotatorische oder translatorische Flugbewegungen die entsprechenden Marken in unbedeckte Augenregionen bringen. Sie tut es aber nicht.

Diese Befunde führten zur Hypothese des "retinalen Bildvergleichs" (siehe zusammenfassende Darstellung von WEHNER, in Druck): Deckt sich die Markenkongstellatlon während des Tests nicht mit der memorisierten Dressursituation überein, wird jeweils ein nicht-übereinstimmender Bildbereich verbleiben. Die Frage lautet dann, welche der verschiedenen möglichen Unstimmigkeiten die Biene am ehesten toleriert. Entspricht aber die Testsituation der Lernsituation, kann die Biene am Ende der "Suchphase" tatsächlich ihr memorisiertes Bild mit dem aktuellen in Deckung bringen. Und hier erhebt sich die Frage, mit welcher Verhaltensstrategie die Biene versucht, das erlernte Retinabild wiederherzustellen.

Sicher wird die Biene nicht nach dem "trial and error"-Prinzip innerhalb der Versuchsanordnung so lange herumfliegen, bis zufällig das richtige Retinabild "einrastet". Diese Methode wäre kaum ökonomisch. Vielmehr wird sie das beim Einflug in die Apparatur zu Beginn der Suchphase angetroffene Retinabild schrittweise zu optimieren versuchen. Dafür liefern Beobachtungen am Verhalten der suchenden Biene viele Hinweise. Wenn die Biene in der Apparatur erscheint, fliegt sie zunächst

wenige Sekunden scheinbar ziellos umher, doch plötzlich scheint sie zu wissen, wo gesucht werden muss. Dann folgt eine hartnäckige Suchphase in Form einer langen Sequenz von Entscheidungen (Tippern und Setzern). Dabei gewinnt man den Eindruck, dass keineswegs jedes Abshiften von der richtigen Position zu erneutem "ziellosem Herumfliegen" führt, sondern dass die Biene nach einer bestimmten Strategie vorgeht, um wieder die richtige Position (bei der Deckungsgleichheit von memorisiertem und aktuellem Bild zustande kommt) einzustellen.

Die Verhaltensweise "zielloses Herumfliegen" wurde bei allen Tests im Protokoll festgehalten (vgl. II.4.2). Sie trat selten auf, vor allem aber war sie bei wenig reizwirksamen Marken nicht häufiger als bei reizwirksamen Marken (Tab.10), obwohl die Biene im ersten Fall häufiger verschiftete. Für eine stichprobenartige Untersuchung wurden vier Versuchsserien ausgewählt, bei denen der Dressurmarke verschiedene Reizwirksamkeiten zukam: Zwei Streifen horizontal (stark reizwirksam), zwei Streifen vertikal (weniger reizwirksam), ein Streifen 90° (reizwirksam) und ein Streifen 0° (schwach reizwirksam). Aus den

Serie (Lerntests)	h_b (Lerntests) (Testblätter)	Stichproben	n	n/ZH
2 Streifen hor.	82,65%	10	508	21,17
2 Streifen vert.	57,96%	14	1257	39,28
1 Streifen 90°	70,13%	11	796	22,74
1 Streifen 0°	47,80%	15	1332	34,15

Tab.10: Zielloses Herumfliegen (siehe Text) kommt bei reizwirksamen Marken nicht weniger häufig als bei schwach reizwirksamen Marken vor.

Lerntests dieser Serien wurden jeweils 10-15 beliebige Testblätter herausgegriffen und für jede Serie die Anzahl n der getroffenen Entscheidungen und die Anzahl ZH der Verhaltensweise "ziellooses Herumfliegen" berechnet. Je höhere Werte n/ZH annimmt, desto seltener erfolgte ziellooses Herumfliegen.

Zur Herstellung der Deckungsgleichheit während dem Verfolgungstest (Versetzung der Marke) konnte die Biene am Multiporus neben den translatorischen (Abb.77.A) auch noch ihre rotatorischen Freiheitsgrade voll ausschöpfen. Da die betreffende

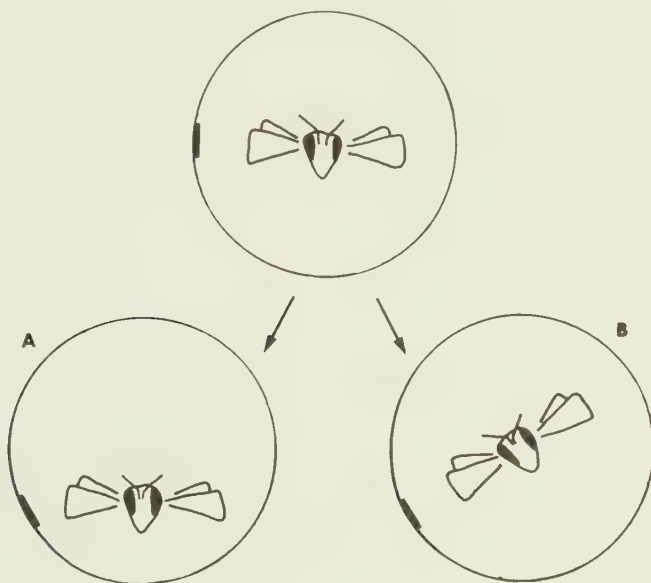


Abb.77: Mögliche Fluglagen der Bienen bei Verfolgungstests:
Wenn die Marke nach erfolgter Dressur (oben) versetzt wird (unten), kann die Biene sie in die erlernte Sehfeldposition bringen durch
A. Translation längs der Dorsoventralachse oder
B. Rotation um die Longitudinalachse.

Augenregion unversehrt blieb, könnte eine solche Rotation genau so gut wie eine Translation die Marke wieder in die erlernte Sehfeldposition bringen. Rotationsbewegungen um die Längsachse wurden jedoch bei der Protokollierung von Auge nie in dem angegebenen Mass (Abb.77.B) beobachtet. Ausserdem wäre in einem solchen Fall eine Bevorzugung schräger Suchrichtungen zu erwarten. Eine solche trat nicht auf. Als gute Schätzung diene der Vergleich zwischen den Wahlhäufigkeiten auf die Parzellen X und Y und auf die Parzellen 2 und 3 (Abb.78) bei allen neun Einstreifen-Serien. (Bei den Doppelmarken-Serien treten zwei mögliche Rotationsrichtungen miteinander in Konkurrenz.) Da bei jeder Serie zwei Arten von Verfolgungstests durchgeführt wurden, liegen für jede der betrachteten vier Parzellen 18 Ergebnisse vor. Parzelle 1 ist die markennahe Parzelle, Parzellen 1, 2 und 3 machen zusammen das Verfolgungsband aus. Nicht das Band l-X-Y, sondern das Band l-2-3 wird von den Bienen bevorzugt gewählt (App.II.C. 31.1 und 31.2).

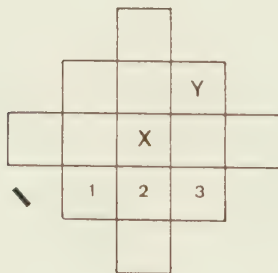


Abb.78: Definition der Parzellen 1, 2, 3, X und Y relativ zur Marke (schwarzer Balken) bei der Untersuchung der bevorzugten Wahlrichtung bei den Verfolgungstests. Erläuterungen im Text.

Die Frage nach der dabei angewendeten Strategie liesse sich wohl nur dann genauer beantworten, wenn man die Folge retinaler Bilder untersuchte, die die Biene nacheinander einstellt. Zu diesem Zweck müsste man nach Einzelbild-Analysen von Filmaufnahmen für jede Flugposition der Biene die Lage der Marke im Sehfeld konstruieren. Dieses Vorgehen hätte den Rahmen der vorliegenden Arbeit gesprengt und wurde deshalb nicht gewählt.

Die Ergebnisse der Verfolgungstests aller Serien lassen jedoch die Schlussfolgerung zu, dass am Multiporus allein die translatorischen Ortsveränderungen für die Wiederherstellung der erlernten Reizsituation verantwortlich sind. Da diese nicht zufällig erfolgen, muss ihnen ein Detektionsmechanismus zugrunde liegen, der auch die Strategie der schrittweisen Annäherung an das Suchbild steuern dürfte. Falls die unterschiedliche Wertigkeit der verschiedenen Augenregionen (vgl. Abb.41, Seite 98 und Abb.42, Seite 99) nicht nur die Mustererkennung (siehe Abb.76, Seite 148), sondern auch die Musterdetektion im gleichen Sinne betrifft, ist zu erwarten, dass die Verfolgung nach unten besser gelingt als die Verfolgung nach oben. Das ist tatsächlich der Fall (vgl. IV.4.2.3, Seite 90 und IV.4.3.3, Seite 101). An dieser Leistung, die ja noch vor der Fixationsphase (vgl. WEHNER und FLATT 1977) erfolgen muss, könnte auch das frontale Sehfeld, wo die hohe Wertigkeit des ventralen Augenbereichs sehr ausgeprägt ist (vgl. Kapitel 2 der Diskussion), beteiligt sein: Solange sich die Biene noch nicht sehr nah an der Löcherplatte befindet, kann sie die gebotene Marke auch im frontalen Sehfeld wahrnehmen (siehe Abb.75, Seite 147).

4. Die Wirksamkeit nicht-positionsbezogener Reizparameter

Neben der Sehfeldposition wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit auch noch eine Reihe weiterer Reizparameter variiert. Abb.79 zeigt anhand der Dressurergebnisse, dass die Orientierungshilfe, die die Marken den Bienen bieten, nicht allein von der Sehfeldposition abhängt. So bieten z.B. Doppelmarken stets eine deutlich bessere Orientierungshilfe als in gleicher Position gebotene Einzelstreifen (App.II.C.32.1, C.32.2.a,b,c). Die Vergrößerung der Markenzahl stellt an sich keinen neuen Reizparameter dar, sondern erhöht lediglich den Detailreichtum des visuellen Panoramas. Dass unter diesen Bedingungen eine genauere Lokalisation eines Raumpunktes möglich ist, folgt aus einer Vielzahl von Orientierungsversuchen (z.B. bei *Cataglyphis bicolor*, WEHNER und RAEGER 1979, WEHNER, in Druck).

Die Reizwirksamkeit eines Streifens nimmt mit seiner Breite zu (vgl. Ergebnis 4 mit Ergebnis 7 in Abb.79) (App.II.C.32.3). Da jedoch keine entsprechende Funktion erstellt wurde, sind nur einige quantitative Aussagen möglich. Zwei Streifen sind auch dann reizwirksamer als ein Einzelstreifen, wenn ihre zusammengefasste Fläche kleiner als die des Einzelstreifens ist (Abb.80, App.II.C.32.4.a,b). Zwei Kontrastgrenzen sind zudem gleich reizwirksam wie zwei Einzelstreifen (siehe auch Abb.32, Seite 83). Die Vergrößerung der Markenzahl verbessert demnach die Lokalisationsleistung in einem grösseren Mass als die Verbreiterung des Einzelstreifens.

Allerdings könnten die Abmessungen des Streifens den Bienen eine weitere Orientierungshilfe bieten: Sie könnten für das Einstellen der Entfernung des Suchpunktes von der Zylinderperipherie eingesetzt werden.

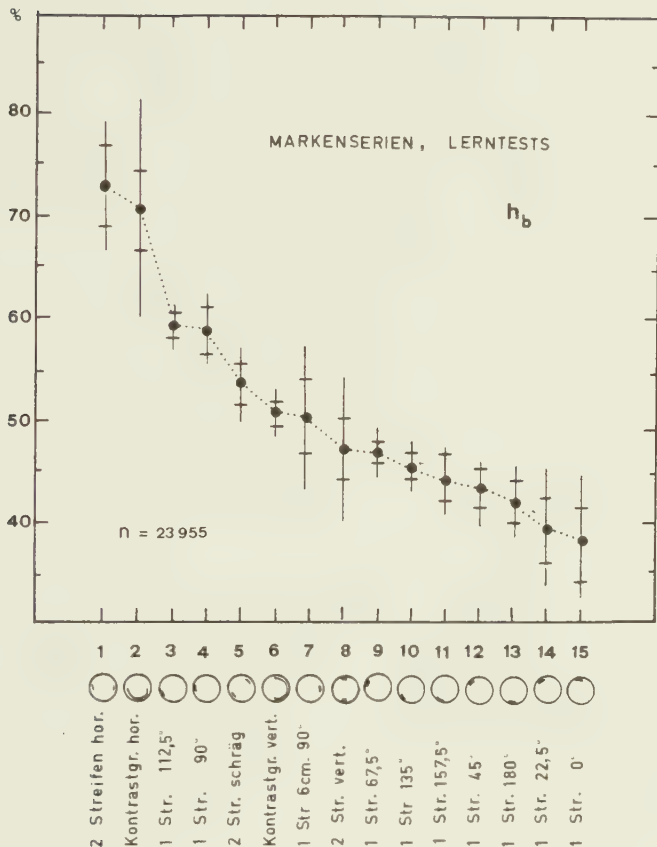


Abb.79: Reihenfolge der Dressurmarken nach absteigender Grösse der Wahlhäufigkeiten auf das Markenband. (Mittelwerte, Standardabweichungen und mittlere Fehler der Mittelwerte.) Die Breite des Streifens beträgt bei den Einstreifen-Dressuren (mit Ausnahme von Nr.7) 8cm ($\alpha = 14,3^\circ$), bei den Zweistreifen-Dressuren und bei Nr.7 6cm ($\alpha = 10,7^\circ$).

Die Länge aller Marken entspricht der Tiefe des Einflugszylinders (30cm, $\alpha = 44,2^\circ$).

Während die Bevorzugung des Markenbandes (siehe IV.3.2) darauf schliessen lässt, dass die Marke den Bienen die Lage des Belohnungsloches aufgrund der erlernten Sehfeldposition anzeigt, könnte die Bevorzugung der mittleren Parzelle innerhalb des Markenbandes (Abb.22, Seite 68) bedeuten, dass die Bienen die Distanz F6 - Marke messen können.

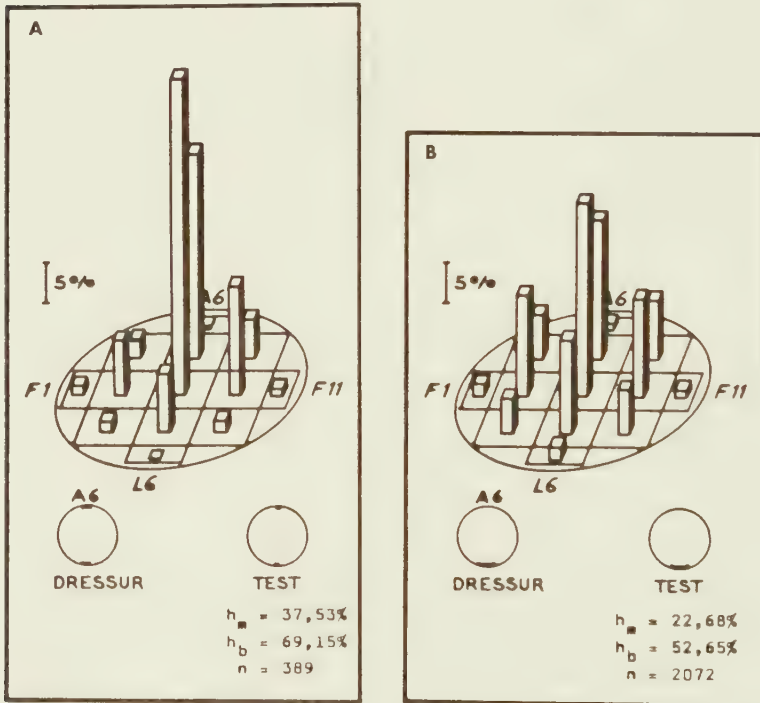


Abb.80: (A) Zwei schmale Streifen (3cm,Sehwinkel $\alpha = 5,4^\circ$), sind reizwirksamer als (B) ein breiter Streifen (8cm,Sehwinkel $\alpha = 14^\circ$), trotz gleich reizwirksamer Sehfeldposition. Erläuterung im Text.

Die Fähigkeit der Bienen, die Entfernung ihrer Futterstelle von einer nahe gelegenen Umgebungsmarke zu messen oder zu schätzen, wurde schon oft festgestellt (LAUER und LINDAUER 1971, HOEFER und LINDAUER 1975, FLATT 1976, ANDERSON 1977d, CARTWRIGHT und COLLETT 1979). Eine solche Leistung kann die Biene am Multiporus auf zwei Arten erbringen: Entweder aufgrund der Grösse des Sehwinkels, unter dem ihr die Marke erscheint (retinale Bildgrösse), oder aufgrund der Bewegungsparallaxe (Ausmass der retinalen Bildverschiebung bei einer dem Tier bekannten Eigengeschwindigkeit).

Eine dritte Möglichkeit für eine Distanzmessung wäre die binoculäre Tiefenschärfe. Am Multiporus jedoch sehen die Bienen die Marke ausser in den dorsalen und ventralen Positionen mit nur einem Auge. Aber auch dorsal und ventral liegt die Marke zu weit entfernt, als dass ihre Distanz mit Hilfe des binoculären Sehens gemessen werden könnte (siehe BURKHARDT, DARNHOFER-DEMER und FISCHER 1973). HORRIDGE (1977) kommt in seiner zusammenfassenden Darstellung zu dem Ergebnis, dass das binoculäre Sehen der Insekten (im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Primaten) nur in seltenen Fällen für die gefundenen Leistungen bei der Entfernungsmessung verantwortlich sein kann.

Obwohl dieser Frage bisher nur wenige verhaltensanalytische Arbeiten gewidmet wurden, scheint die Bewegungsparallaxe ein gebräuchlicher Mechanismus bei der Entfernungsmessung zu sein. WALLACE (1959) und COLLETT (1978) konnten die Verwendung dieses Mechanismus' bei der Wüstenheuschrecke, *Schistocerca gregaria*, nachweisen, WEHNER und HORN (1975) bei *Drosophila melanogaster*, CARTWRIGHT und COLLETT (1979) bei afrikanischen Honigbienen, *Apis mellifera*. Entfernungsmessung aufgrund der retinalen Bildgrösse wurde bei männ-

lichen Schwebefliegen, *Syricta pipiens*, (COLLETT und LAND 1975) und bei der australischen Bulldog-Ameise, *Myrmecia gulosa*, (VIA 1977) gefunden. WEHNER und FLATT (1977) konnten zeigen, dass dieser Mechanismus auch von unserer Honigbiene - zumindest im frontalen Sehfeld - für die Entfernungsmessung verwendet wird: Die Bienen verwechseln zwei verschieden grosse Kreisscheiben, die in verschiedenen Entfernungen geboten werden, dann, wenn ihnen die beiden Scheiben unter gleichem Sehwinkel erscheinen. Hingegen unterscheiden sie zwei verschieden grosse Scheiben, die in der gleichen Entfernung geboten werden, sehr gut voneinander (FLATT 1976).

Am *Multiporus* könnten sowohl Breite als auch Länge des Streifens für das Einstellen der Entfernung des Sollpunktes von der Zylinderperipherie verantwortlich sein. Die Streifenlänge wurde zur Beantwortung der Frage nicht systematisch variiert (siehe IV.4.3.5). Prinzipiell hätten die Verfolgungstests einige Aussagen erlauben dürfen, erscheint doch der längs der Zylinderperipherie versetzte Streifen vom neuen hypothetischen Suchpunkt aus (Q statt P, Abb.81) unter veränderter Sehwinkellänge. Die Verlängerung des Streifens von 43° auf 47° dürfte jedoch zu gering sein, um einen Effekt (im Sinne der Wahl einer Q benachbarbarten, markenferneren Parzelle) erwarten zu lassen (vgl. Abb.23.A und B, Seiten 69-70: Die markenfernere Parzelle ist dort rechts von der mittleren Parzelle dargestellt). Die nähere und die entferntere Parzelle werden gleichermassen gewählt (D-Test, $0,3 < p < 0,4$).

Um den Effekt der Streifenbreite zu testen, wurden zwei Typen von Versuchen durchgeführt: a) Versetzung des Streifens nach Dressur (Verfolgungstests, siehe II.7.3) und b) Variation der Streifenbreite bei unveränderter Streifenposition (Winkelveränderungstests, siehe II.7.5).

Die Wirkung der Streifenbreite lässt sich in erster Linie anhand der Einstreifen-Serien beurteilen, denn bei den Zweistreifen-Serien könnten die Bienen im Fall (a) auf die Sehwinkelgleichheit anstatt auf eine bestimmte Streifenbreite achten und in Fall (b) könnten sie sich dem einen Streifen nicht nähern, ohne sich gleichzeitig vom anderen zu entfernen.

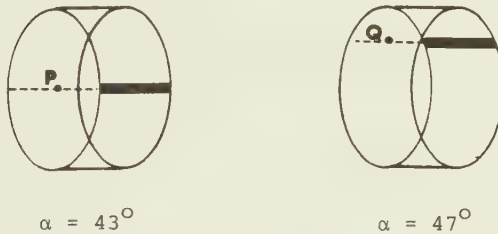


Abb.81: Messung der Streifenlänge: Vom Punkt P (Belohnungsloch) erscheint die Streifenlänge unter dem Sehwinkel $\alpha = 43^\circ$, vom Punkt Q (mittleres Loch des Verfolgungsbandes) erscheint der gleich lange Streifen unter dem Sehwinkel $\alpha = 47^\circ$.

Im ersteren Fall wurde der Streifen um ein Band (drei Löcherreihen, $\overline{PQ} = 15\text{cm}$) gegenüber dem Dressurband nach oben oder unten versetzt (Abb.82). Bei 17 der 18 Versuche wählten die Bienen auf dem Verfolgungsband bevorzugt die mittlere Parzelle mit Zentrum in Q (Abb.23.A und B). Dabei lässt sich leicht zeigen (Seiten 174-178), dass in der gewählten Testsituation der Streifen von Q aus unter dem gleichen Sehwinkel wie in der Dressursituation von P aus erscheint.

Die um Q zentrierten Suchmuster der Bienen zeigen, dass in dieser Situation die Sehwinkelbreite des Streifens ent-

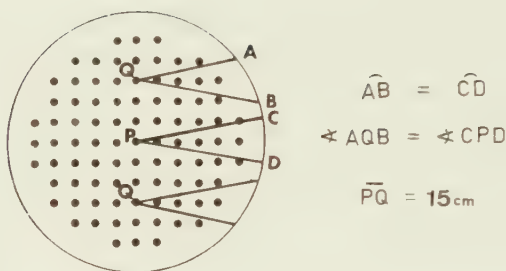


Abb.82: Winkelgleichheit betreffend der Streifenbreite bei Lern- und Verfolgungstests. (Beweis Seiten 174-178.)

scheidend ist, denn aufgrund der Bewegungsparallaxe müssten die Bienen bemerkt haben, dass der Streifen im Test näher liegt, und sich von ihm in Richtung der markenfernen Nachbarparzelle von Q bewegen - was sie nicht tun (Abb.23.A,B).

Das zweite Testverfahren - Veränderung der Breite des in der Dressurposition verbliebenen Streifens - führt dagegen nicht zum gleichen Ergebnis: Unter der Annahme einer Entfernungsmessung mit Hilfe der Sehwinkelgrösse müssten sich die Bienen bei Verschmälerung des Streifens (Abb.83) diesem nähern und sich bei Verbreiterung des Streifens (Abb.84) von ihm entfernen. Im Vergleich zur Dressursituation wird jedoch bei Verschmälerung des Streifens die markennähere Parzelle x (Abb.85.A) und bei Verbreiterung des Streifens die markenfernere Parzelle y (Abb.85.B) ebenso häufig bevorzugt wie nicht bevorzugt gewählt. (Statistische Prüfungen siehe App.II.C.20, 21, 22.)

In 15 der 18 Fälle wird trotz der Sehwinkelveränderung die Entfernung des Sollpunktes richtig geschätzt (siehe Abb.83, Abb.84 und App.II.C.19.1, 19.2). In diesen Fällen dürfte der Bewegungsparallaxe die Hauptbedeutung bei der Orientierungsleistung zukommen.

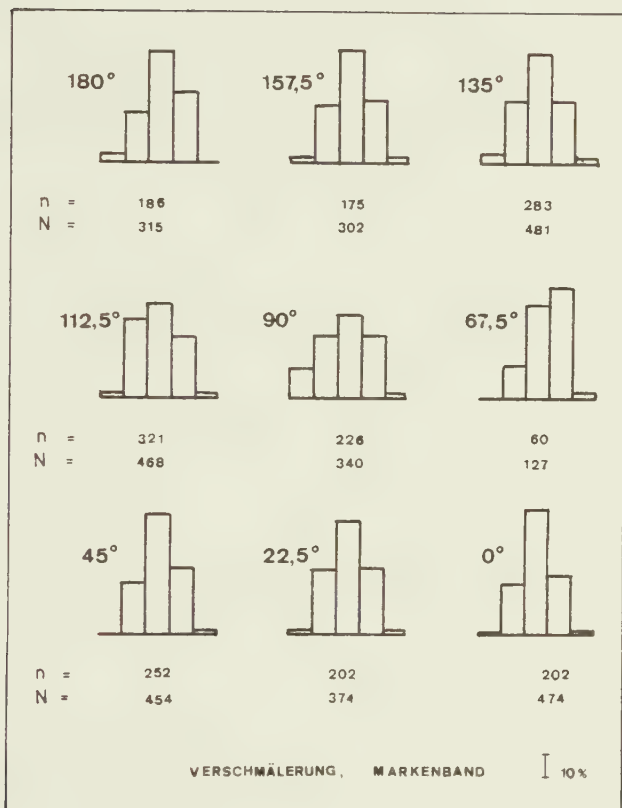


Abb.83: Verteilung der Entscheidungen auf das Markenband bei Versmälnerung des Streifens, alle Einstreifen-Serien. Der neue Sehwinkel beträgt 7° (Dressurwinkel: 14°). Die markennahe Parzelle ist jeweils links dargestellt. Ergebnisse normiert (n ≡ 100%).

n = Anzahl Entscheidungen auf das Markenband

N = Anzahl Entscheidungen auf die ganze Multiporusplatte

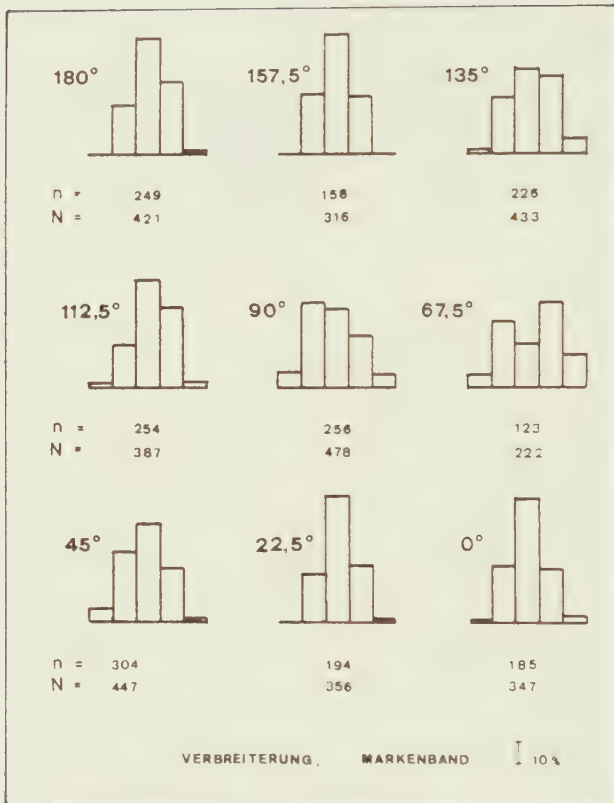


Abb.84: Verteilung der Entscheidungen auf das Markenband bei Verbreiterung des Streifens, alle Einstreifen-Serien. Der neue Schwinkel beträgt 21° (Dressurwinkel: 14°).

Weitere Erklärungen siehe Abb.83.

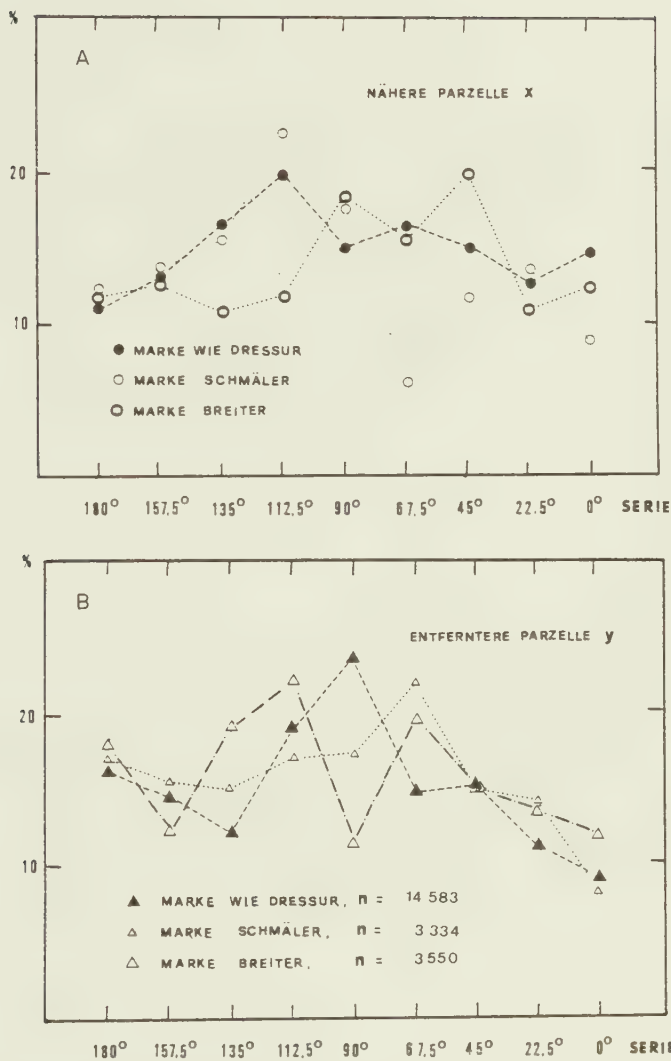


Abb.85: Vergleich der Wahlhäufigkeiten auf die markennahe Parzelle (A) und auf die markenferne Parzelle (B) bei Dressur-, Verschmälerungs- und Verbreiterungsversuchen der Einstreifen-Serien. (Die n-Angaben in B gelten natürlich auch für A.)

Die unterschiedlichen Ergebnisse der Verfolgungs- und der Winkelveränderungsversuche beinhalten keinen Widerspruch. CARTWRIGHT und COLLET (1979) konnten zeigen, dass Entfernungen von den Honigbienen sowohl mittels Winkelmessung als auch mittels Bewegungsparallaxe gemessen werden. Auch FLATT (1976) konnte die Bienen mit einer Situation konfrontieren, bei der sie anstelle der Winkelmessung die Bewegungsparallaxe verwenden mussten: Nach der Dressur auf eine mittelgrosse Kreisscheibe bot FLATT den Bienen eine grössere und eine kleinere Scheibe in einem Transfertest zur Auswahl. Die Entfernungen der Testscheiben vom Entscheidungspunkt wurden so gewählt, dass beide den Bienen im gleichen Sehwinkel wie das Dressurmuster während der Dressur erschienen. Die Bienen bevorzugten die grössere Scheibe: Bei dieser Scheibe war die retinale Bildverschiebung der Dressursituation ähnlicher, als es bei der kleineren Scheibe der Fall war.

5. Vorläufer des Multiporus

Den ersten "Multiporus" hat eigentlich der französische Entomologe und Verhaltensforscher Jean-Henri Fabre (1823 - 1915) entworfen: Fabre siedelte *Osmia*-Weibchen in nebeneinander angeordneten Bambusröhrchen an, die von den Bienen zum Verproviantieren der Brut regelmässig besucht wurden (Abb.86). Später ist diese Versuchsanordnung mehrfach nachgeahmt worden (siehe zusammenfassende Darstellung bei WEHNER, in Druck), bis die seither vollständigsten Versuche in einer quasi-natürlichen Situation von STEINMANN (1978) an *Osmia bicornis* und *Osmia cornuta* durchgeführt wurden. Eine Versuchsanordnung, bei der die Einsiedler-Bienen eine aus 625 Röhrenöffnungen wählen mussten, hat WEHNER (1979) beschrieben: Nach Versetzung des Horizontspanoramas suchten die Bienen um den durch das neue Panorama bedingten Sollpunkt (Abb.87).

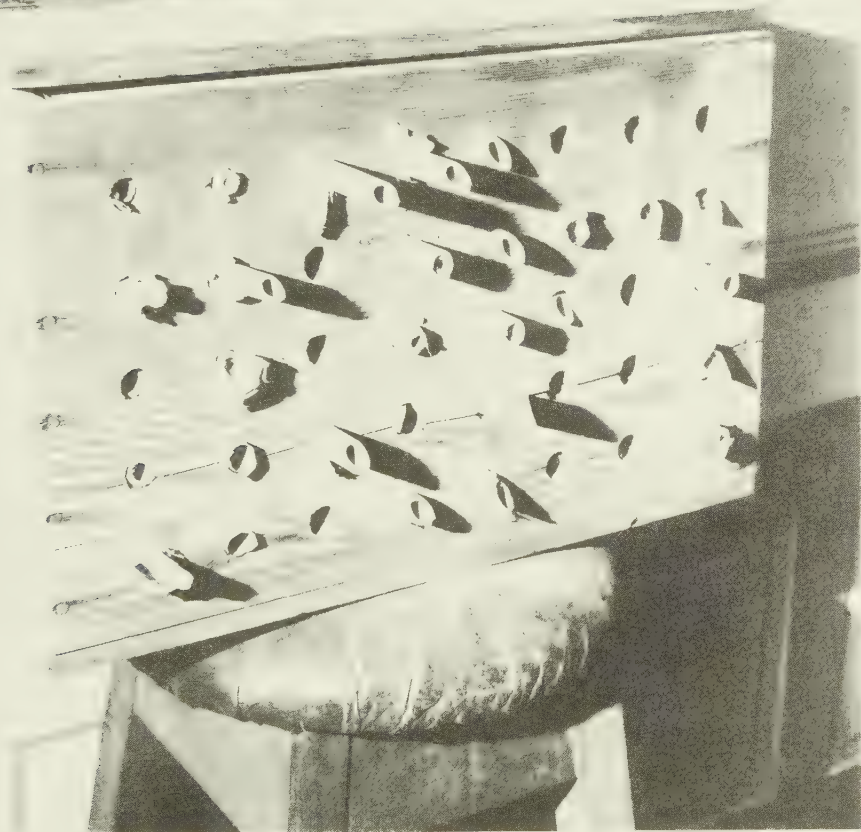


Abb.86: Die von Fabre errichtete Anordnung zum Ansiedeln begatteter Osmia-Weibchen. Sie ist noch heute (1977) in Fabre's Landhaus in Sérignan bei Orange (Vaucluse, Frankreich) zu besichtigen. Photo R. Wehner.

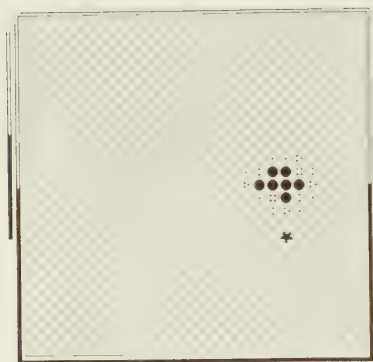


Abb.87: Lokalisation eines Raumpunktes durch Horizontmarken bei *Osmia bicornis*. 625 Röhren sind in einem quadratischen Raster (500 x 500mm) so angeordnet, dass ihren Oeffnungen auf der Anflugseite der Biene ein künstlicher (und in seiner Position variabler) Horizont vorgelagert werden kann (unten schwarz, oben weiss; innere Rahmensignatur). In dieser Apparatur fliegt die Biene während der Verproviantierungsflüge zielgerichtet ihre Neströhre in Position 20/17 (Sternsignatur) an. Wird im Experiment die Horizontlinie nach oben verschoben (äussere Rahmensignatur, nur im Bereich der Horizontlinie dargestellt), konzentrieren sich die Suchflüge der Biene um den durch den neuen Horizont definierten Sollpunkt (Punktsignatur Einzelanflüge; volle schwarze Röhrensignatur > 5 Anflüge). Aus WEHNER 1979.

Von der Honigbiene konnten nicht nur aufgrund des Verwandtschaftsgrades, sondern auch aufgrund ihrer Biologie ähnliche Lokalisationsleistungen erwartet werden, wie sie bei den Osmia-Bienen gefunden worden sind: Auch die Honigbiene muss aus mehreren Einfluglöchern dasjenige ihres Heimatstockes lokalisieren, und dass sie bei dieser Leistung hauptsächlich visuelle Reize verwendet, steht ausser Zweifel (vgl. Karl von FRISCH 1927, in der 8. Auflage 1969 Seiten 89 - 94). Als soziales Insekt muss die Honigbiene darüberhinaus bei jedem Ausflug die einmal entdeckte Futterquelle wiederfinden, der sie oft über viele Tage treu bleibt.

Der Multiporus verdankt seine Entstehung sowohl den Befunden über die Lokalisationsleistungen der nistenden Einsiedler-Bienen als auch den Kenntnissen von der Ortstreue der Pollen- und Nektarsammelnden Honigbienen. Bei seiner Entwicklung diente letztlich die Niströhrchen-Anordnung, in der Jean-Henri Fabre seine Osmien hielt, als Vorbild.

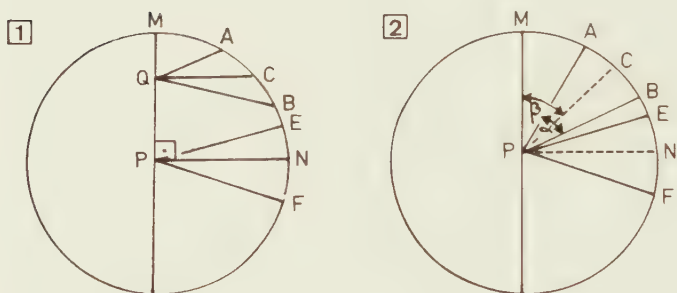
Zusammenfassung

1. Die Fähigkeit, einen Raumpunkt mit Hilfe optischer Reize zu lokalisieren, wurde an individuell dressierten Honigbienen (*Apis mellifera*) untersucht. Zu diesem Zweck wurde eine Apparatur entwickelt, bei der die Biene eine aus 89 Lochpositionen (Röhrenöffnungen) zu wählen hatte. Alle Lochpositionen waren in engem regelmässigen Raster auf einer vertikalen Frontplatte angeordnet und konnten von der jeweils dressierten Biene nur durch einen vorgelagerten opaken Plexiglaszylinder erreicht werden (Abb.1). Im Inneren des diffus beleuchteten Zylinders liessen sich optische Orientierungsmarken in Form schwarzer Streifen oder schwarz-weißer Kontrastgrenzen anbringen. Variationen der Position dieser Marken sollten die für die visuelle Lokalisationsleistung der Biene vorwiegend verwendeten Sehfeldregionen abgrenzen. Variationen der Anzahl und Abmessungen der gebotenen Marken sollten ausserdem über die Abhängigkeit der Lokalisationsleistung von quantitativen Reizparametern Auskunft geben.
2. Die Reizwirksamkeit der gebotenen Marken lässt sich aus der räumlichen Verteilung der Suchpunkte der Biene über alle Lochpositionen hinweg ermitteln.
3. Für alle untersuchten Lokalisationsleistungen wurden Lernkurven aufgestellt. Die Schlussergebnisse aller Versuche betreffen allein die nach erreichtem Plateau der jeweiligen Lernkurve ermittelten Verteilungen der Suchpunkte.
4. Einzelbild-Sequenzen gefilmter Bienen erlauben eine genaue Analyse der von den Bienen während des Suchens angewendeten Strategie.
5. Mit Hilfe von Filmaufnahmen lässt sich die genaue Fluglage der Biene beim Anflug auf die Röhrenöffnung ermitteln. Dabei ergeben sich konstante Werte für den Winkel, den die Längsachse der fliegenden Biene mit der Horizontalen bildet ($\beta = 22,6^{\circ} \pm 7,1^{\circ}$), den Winkel zwischen Kopftangente und Körperlängsachse ($\gamma = 86,5^{\circ} \pm 7,9^{\circ}$) und damit auch den Winkel zwischen Kopftangente und Horizontale ($\alpha = 180^{\circ} - (22,6^{\circ} + 86,5^{\circ}) = 70,9^{\circ}$). Letzterer Wert wurde schon früher unabhängig von den übrigen Messungen bestimmt (FLATT 1976, WEHNER und FLATT 1977) und mit $\alpha = 71,7^{\circ}$ ($SA = 2,0^{\circ}$) angegeben.

6. Werden im Zylinderinneren keine Marken geboten, lernen die Bienen auch nach langwährender Dressur nicht, eine bestimmte Lochposition besser zu lokalisieren als am Anfang der Dressur (Abb.12). Die dabei erzielten Wahlhäufigkeiten für die Dressurposition unterscheiden sich kaum von der nach Zufallswahrscheinlichkeit erwarteten Werten (Abb.13).
7. Schon mit Hilfe eines 11⁰ breiten Einzelstreifens lernen die Bienen dagegen sehr schnell, eine bestimmte Position zu wählen. Durch Verschieben der Marke lässt sich die Biene in ihrem Suchverhalten beliebig manipulieren (Abb. 27).
8. Die Reizwirksamkeit der in dieser Arbeit getesteten Marken hängt in erster Linie von der Sehfeldposition der Marke ab (Abb.28, Abb.31, Abb.41, Abb.79). Am schärfsten erfolgt die Lokalisation eines Raumpunktes mit Hilfe von lateral im Sehfeld gebotenen Marken. Die Reizwirksamkeit der Marken fällt gleichermassen nach dorsal und nach ventral ab (Abb.41).
9. Nicht-positionsbezogene Parameter (Markenzahl und -grösse) beeinflussen den Lernerfolg (Abb.79), ihre Variationen beim Test wirken sich jedoch nur schwach aus (Abb.37, Abb. 38, Abb.39, Abb.40, Abb.50). Dieser Befund wird als Nebeneffekt der Dressur interpretiert, dem eine ankonditionierte Suchstrategie zugrunde liegt (Kap.V.1).
10. Bei der Lokalisation eines Raumpunktes mit Hilfe von visuellen Marken macht die Biene auch von ihrer Fähigkeit, Entfernungen zu messen, Gebrauch (Abb.22). Die Entfernungsmessung kann sowohl aufgrund der Sehwinkelgrösse als auch aufgrund der Bewegungsparallaxe erfolgen (Kap.V.4).
11. Alle Ergebnisse dieser Arbeit lassen sich unter der Annahme eines retinalen Bildvergleichs interpretieren (Kap.V.3). Danach speichert die Biene während der Dressur ein bestimmtes Panoramabild ein und vergleicht im Test das memorisierte Bild mit dem tatsächlich vorhandenen.

ANHANG: Beweis für die Winkelgleichheit bezüglich
der Streifenbreite bei Dressur- und
Verfolgungssituation.*

(Siehe Kapitel 4 der Diskussion, Seite 163, Abb.82.)



$$\sphericalangle APB = \sphericalangle EPF$$

Es gilt zu beweisen:

$$\sphericalangle AQB = \sphericalangle APB$$

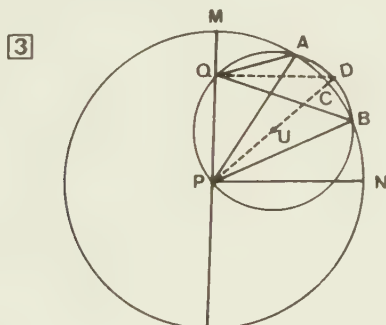
und $\sphericalangle AQC = \sphericalangle CQB$

*Für diese Beweisführung sei an dieser Stelle Herrn
Adam Rom, Chefmathematiker bei der Luftfahrtsindustrie
Tel-Aviv - Ben-Gurion, herzlichst gedankt.

Beweis:

Es sei α die Länge des Bogens $\widehat{AB}$ (= Breite des Streifens) in Grad (Darstellung 2). Die Gerade $\overline{PC}$ halbiert diesen Winkel. Die Position des Punktes C auf dem Kreis mit dem Mittelpunkt P ist durch den Winkel β definiert.

Durch die Punkte A, B und P wird nun ein Kreis gezogen. Sein Mittelpunkt U liegt natürlich auf dem Radius PC. Für alle Winkel $\beta > \frac{\alpha}{2}$ hat dieser Kreis einen Schnittpunkt Q mit dem Radius PM (Darstellung 3). Bei Winkel $\beta \leq \frac{\alpha}{2}$ schneidet der Kreis durch A, B und P den Radius $\overline{PM}$ nicht, so dass ein Punkt Q nicht definiert ist.



Im Kreis mit dem Mittelpunkt U sind die Winkel $\sphericalangle AQB$ und $\sphericalangle APB$ Sehnenwinkel auf derselben Sehne $\overline{AB}$, womit

$$\sphericalangle AQB = \sphericalangle APB = \alpha \quad (\text{Breite des Streifens})$$

Die Gerade $\overline{PD}$ ist Durchmesser dieses Kreises, weshalb

$$\sphericalangle DQP = 90^\circ$$

Da nach Voraussetzung auch $\sphericalangle QPN$ ein rechter Winkel ist, verläuft $\overline{QD}$ parallel zu $\overline{PN}$:

$$\overline{QD} \parallel \overline{PN}$$

Der Punkt D (auf dem Kreis mit dem Mittelpunkt U) liegt auf der Verlängerung der Geraden $\overline{PC}$ (im Kreis mit dem Mittelpunkt P). Somit ist $\overline{PC}$ nicht nur die Winkelhalbierende von $\sphericalangle APB$ im Kreis mit dem Mittelpunkt P, sondern gleichzeitig die Winkelhalbierende von $\sphericalangle AUB$ im Kreis mit dem Mittelpunkt U. Da der Punkt U sowohl auf $\overline{PC}$ wie auch auf $\overline{PD}$ liegt, ist

$$\begin{aligned} \overline{AC} &= \overline{CB} \\ \text{und } \overline{AD} &= \overline{DB}, \end{aligned}$$

womit $\sphericalangle AQD$ und $\sphericalangle DQB$ Sehnenwinkel auf zwei gleiche Sehnen im gleichen Kreis sind. Daraus folgt, dass

$$\sphericalangle AQD = \sphericalangle DQB$$

und dass $\overline{QD}$ die Winkelhalbierende von $\sphericalangle AQB$ ist, so dass

$$\sphericalangle AQD = \sphericalangle DQB = \sphericalangle EPN = \sphericalangle NPF = \frac{\alpha}{2}$$

q.e.d.

Auf die Verhältnisse des Multiporus übertragen, bedeutet das, dass die Streifenbreite vom Punkt Q aus gesehen im gleichen Sehwinkel erscheint wie vom Punkt P aus gesehen und dass die beiden Ränder des gebotenen Streifens (Punkte A und B bzw. E und F) gleich weit nach oben und nach unten von der definierten Richtung des Markenbandes reichen.

Der Punkt Q erfüllt demnach die gestellten Anforderungen, und es bleibt nur noch zu berechnen, wo dieser Punkt auf dem Radius $\overline{PM}$ liegt.

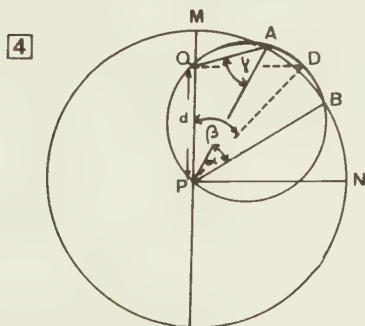
In der Darstellung 4 soll das Dreieck $\triangle PQA$ betrachtet werden. Der Winkel $\sphericalangle QAP$ sei γ . Aufgrund der oben dargelegten Ausführungen ist

$$\sphericalangle QPA = \beta - \frac{\alpha}{2}$$

$$\text{und } \sphericalangle AQP = 90^\circ + \frac{\alpha}{2} \quad (\text{weil } \sphericalangle PQD = 90^\circ)$$

Daraus folgt:

$$\gamma = 180^\circ - (90^\circ + \frac{\alpha}{2}) - (\beta - \frac{\alpha}{2}) = 90^\circ - \beta$$



Es ist nach dem Sinussatz:

$$\frac{\overline{PQ}}{\sin \gamma} = \frac{\overline{PA}}{\sin (90^\circ + \frac{\alpha}{2})}$$

$$\overline{PQ} = \overline{PA} \frac{\sin \gamma}{\sin (90^\circ + \frac{\alpha}{2})} = \overline{PA} \frac{\sin (90^\circ - \beta)}{\sin (90^\circ + \frac{\alpha}{2})}$$

und daraus

$$\overline{PQ} = \overline{PA} \frac{\cos \beta}{\cos \frac{\alpha}{2}}, \quad \text{für alle Winkel } \beta > \frac{\alpha}{2}$$

Beachte, dass $\overline{PA}$ der Radius der Multiporusplatte ist.
Es ist somit

$$\overline{PA} = \overline{PM} = R$$

Wenn die Gerade $\overline{PQ}$ mit d (= Distanz des Punktes Q vom Mittelpunkt P der Multiporusplatte, der gleichzeitig das belohnte Loch während der Dressur ist) bezeichnet wird, geht die oben hergeleitete Formel in die Formel

$$d = R \frac{\cos \beta}{\cos \frac{\alpha}{2}}$$

über.

Bei den in IV.4.3.3 beschriebenen Versuchen betrug $\beta = 62^\circ$ und $\alpha = 14^\circ$ (Breite des Streifens), womit $\frac{\alpha}{2} = 7^\circ$. Der Radius der Multiporusplatte beträgt 32cm. Somit:

$$d = 32 \frac{\cos 62^\circ}{\cos 7^\circ} \text{ cm} = 32 \frac{0,4695}{0,9925} \text{ cm} = 15,1 \text{ cm}$$

$d = \overline{PQ} = 15 \text{ cm}$ (Abb.82) ist genau die bei allen Verfolgungsversuchen (siehe II.7.3) vorgenommene Versetzung der Marke gegenüber der Dressursituation.

LITERATURVERZEICHNIS

- Anderson, A.M.: Shape perception in the honey bee. Anim. Behav. 25 , 67 - 79 (1977a).
- Anderson, A.M.: Parameters determining the attractiveness of stripe patterns in the honey bee. Anim. Behav. 25 , 80 - 87 (1977b).
- Anderson, A.M.: The influence of pointed regions on the shape preference of honey bee. Anim. Behav. 25 , 88 - 94 (1977c).
- Anderson, A.M.: A model for landmark learning in the honey-bee. J. comp. Physiol. 114 , 335 - 355 (1977d).
- Autrum, H. und V. von Zwehl: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z. Vergl. Physiol. 48 , 357 - 384 (1964).
- Batschelet, E.: Einführung in die statistischen Methoden der Naturwissenschaften. Vorlesungsskriptum (1974).
- Baumgartner, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. Vergl. Physiol. 7 , 56 - 143 (1928).
- Bernard, C.D. und R. Wehner: Intracellular optical physiology of the bee's eye. I. Spectral sensitivity. J. comp. Physiol. (1980).
- Bliss, C.I.: Statistics in Biology. McGraw-Hill Book Company New York, St. Louis, San Francisco, Toronto, London, Sydney (1967).

- Braitenberg, V.B.: Ordnung und Orientierung der Elemente im Sehsystem der Fliege. *Kybernetik* 7 , 235 (1970).
- Bryant, E.C.: Statistical Analysis. McGraw-Hill Company
New York, St. Louis, San Francisco, Toronto, London,
Sydney (1966).
- Burkhardt, D., B. Darnhofer-Demer und K. Fischer: Zum binoculären Entfernungssehen der Insekten. 1. Die Struktur des Sehraumes von Synsekten. *J. comp. Physiol.* 87 , 165 - 188 (1973).
- Campbell, R.C.: Statistische Methoden für Biologie und Medizin. George Thieme Verlag Stuttgart (1971).
- Cartwright, B.A. and T.S. Collett: How honey bees know their distance from a near-by visual landmark. *J. exp. Biol.* 82 , 367 - 372 (1979).
- Ciba-Geigy: Wissenschaftliche Tabellen. 7. Auflage. Ciba-Geigy AG Basel (1971).
- Collett, T.S.: Peering - a locust behaviour pattern for obtaining motion parallax information. *J. exp. Biol.* 76 , 237 - 241 (1978).
- Collett, T.S. and M.F. Land: Visual control of flight behaviour in the hoverfly, *Syrretta pipiens*. *L. J. comp. Physiol.* 99 , 1 - 66 (1975a).
- Collett, T.S. und M.F. Land: How hoverflies compute interception courses. *J. comp. Physiol.* 125 , 191 - 204 (1978).

Colquhoun, D.: Lectures on Biostatistics. Clarendon Press
Oxford (1971).

Crow, E.L., F.A. Davis and M.W. Maxfield: Statistics
Manual. Dover Publications, Inc. New York (1960).

Cruse, H.: Versuch einer quantitativen Beschreibung des
Formensehens der Honigbiene. Kybernetik 11 , 185 -
200 (1972).

Cruse, H.: An application of the cross-correlation
coefficient to pattern recognition of honey bees.
Kybernetik 15 , 73 - 84 (1974).

Daumer, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens
der Bienen. Z. vergl. Physiol. 38 , 413 - 478 (1956).

Duelli, P. and R. Wehner: The spectral sensitivity of
polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor*.
J. comp. Physiol. 86 , 37 - 53 (1973).

Edrich, W. and O. von Helversen: Polarised light orienta-
tion of the honey bee: The minimum visual angle. J.
comp. Physiol. 109 , 309 - 314 (1976).

Eheim, W.P. und R. Wehner: Die Sehfelder der zentralen
Ommatidien in den Appositionsaugen von *Apis mellifera*
und *Cataglyphis bicolor* (Apidae, Formicidae, Hymenoptera).
Kybernetik 10 , 168 - 179 (1972).

Ewert, J.P.: Zentralnervöse Analyse und Verarbeitung
visueller Sinnesreize. Naturw. Rundschau 25 ,
1 - 11 (1972).

Flatt, I.: Optische Fixierreaktion und raumkonstantes Lernen bei der Honigbiene (*Apis mellifera*). Dissertation Universität Zürich 1976.

Frisch, K. von: Versuche zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren. Verh. dt. Zool. Ges. 24 (1914).

Frisch, K. von: Aus dem Leben der Bienen. Springer Verlag Berlin, Heidelberg (1927).

Frisch, K. von: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1965).

Frischknecht, M.L.: Die Bedeutung einzelner Augenregionen der Honigbiene (*Apis mellifera*) in phototaktischen Spontanwahlen. Dissertation Universität Zürich (1975).

Goldsmith, T.H.: The physiological basis of wave-length discrimination in the eye of the honeybee. In: Sensory Communication, ed. W.A. Rosenblith, John Wiley and Sons New York (1961).

Gribakin, F.G.: The types of photoreceptor cells of the compound eye of the honeybee worker as revealed by electron microscropy. Tsitologia 9 , 1276 (1967b).

Gribakin, F.G.: The distribution of the long wave photoreceptors in the compound eye of the honey bee as revealed by selective osmic staining. Vision Res. 12, 1225 - 1230 (1972).

- Grundler, O.J.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). I. Untersuchungen zur Morphologie und Anordnung der neun Retinulazellen in Ommatidien verschiedener Augenbereiche und zur Perzeption polarisierten Lichtes. *Cytobiologie* 9/2 , 203 - 220 (1974).
- Haseloff, O.W. und H.J. Hoffmann: Kleines Handbuch der Statistik. Walter de Gruyter & Co Berlin (1970).
- Helversen, O. von: Zur spektralen Unterscheidungsempfindlichkeit der Honigbiene. *J. comp. Physiol.* 80 , 439 - 472 (1972).
- Helversen, O. von und W. Edrich: Der Polarisationsempfänger im Bienenauge: Ein Ultraviolett-rezeptor. *J. comp. Physiol.* 94 , 33 - 47 (1974).
- Herrling, P.L.: Regional distribution of three ultrastructural retinula types in the retina of *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). *Cell Tiss. Res.* 169 , 247 - 266 (1976).
- Hertz, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I.Z. vergl. Physiol. 8 , 693 - 748 (1929).
- Hertz, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. II. Z. vergl. Physiol. 11 , 107 - 145 (1930).
- Hertz, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. III.Z. vergl. Physiol. 14 , 629 - 674 (1931).
- Hertz, M.: Ueber die figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. *Biol. Zbl.* 53 , 10 - 40 (1933).

- Hoefer, I. und M. Lindauer: Der Schatten als Hilfsmarke bei der Orientierung der Honigbiene. J. comp. Physiol. 112 , 5 - 18 (1976).
- Horridge, G.A.: The compound eye of insects. Sci. am. 237 , 108 - 120 (1977a).
- Horridge, G.A.: Insects which turn and look. Endeavour, New Series 1, 1 - 17 (1977b).
- Jander, R.: Ueber die Ethimetrie von Schlüsselreizen, die Theorie der telotaktischen Wahlhandlung und das Potenzprinzip der terminalen Cumulation bei Arthropoden. Z. vergl. Physiol. 59 , 319 - 356 (1968).
- Jenny, P.: Die Bedeutung der verschiedenen Augenregionen für die Mustererkennung der Honigbiene (Apis mellifera). Dissertation Universität Zürich (1972).
- Kirschfeld, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von Musca. Exp. Brain Res. 3 , 248 - 270 (1967).
- Kühn, A.: Ueber den Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. 5 , 762 - 800 (1927).
- Labhart, T.: Verhaltensphysiologische Bestimmung der Intensitäts- und Spektralempfindlichkeit der Honigbiene, Apis mellifera. Dissertation Universität Zürich (1973).
- Labhart, T.: Behavioural analysis of light intensity discrimination and spectral sensitivity in the honeybee, Apis mellifera. J. comp. Physiol. 95 , 203 - 216 (1974).

- Labhart, T. und E. Meyer: Ultrastructural and electrophysiological studies on a specialised area of the honeybee's eye. Demnächst in *Experientia* 36 (Juni 1980).
- Lauer, J. und M. Lindauer: Genetisch fixierte Lerndisposition bei der Honigbiene. *Abh. math. Naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz (Inf. Org.)* I , 1 - 87 (1971).
- Laughlin, S. and S. McGinness: The Structure of dorsal and ventral regions of a dragonfly retina. *Cell Tiss. Res.* 188 , 427 - 447 (1978).
- Lehrer, M.: Die Unterscheidung räumlicher Frequenzen beim Formensehen der Biene (*Apis mellifera*). Diplomarbeit Universität Zürich (1977).
- Levin, L. and H. Maldonado: A fovea in the praying mantis eye. III. The centring of the prey. *Z. vergl. Physiol.* 67 , 58 - 78 (1970).
- Mazokhin-Porshniakov, G.A.: Green, yellow and orange colour discrimination by bees. *Biofizika* 4 , 48 - 54 (1959).
- Mazokhin-Porshniakov, G.A. und T.M. Vishnevskaya: Die Fähigkeit der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren. *Z. vergl. Physiol.* 65 , 15 - 28 (1969).
- Menzel, R.: Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). *Z. vergl. Physiol.* 56 , 22 - 62 (1967).
- Müller, J.: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes *C. Cnobloch, Leipzig (1826)*.

Neumeyer, C.: Ueber den simultanen Farbkontrast der Honigbiene.
Dissertation Universität Freiburg i.Br. (1975).

Portillo, J. del: Beziehung zwischen den Oeffnungswinkeln
der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insekten-
augen und ihrer funktionellen Aufgabe. Z. vergl.
Physiol. 23 , 100 - 145 (1936).

Räber, F.W.: Retinatopographie und Sehfeldtopologie des
Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae,
Hymenoptera) und einiger verwandter Formiciden-Arten.
Dissertation Universität Zürich (1979).

Reichardt, W.: Musterinduzierte Flugorientierung. Verhaltens-
versuche an der Fliege *Musca domestica*. Naturwiss. 60 ,
122 - 138 (1973).

Rossel, S.: Regional differences in photoreceptor performance
in the eye of the praying mantis. J. comp. Physiol. 131 ,
95 - 112 (1979).

Sandeman, D.C.: Regionalisation in the eye of the crab *Lepto-
grapsus variegatus*: Eye movement evoked by a target
moving in different parts of the visual field. J. comp.
Physiol. 123 , 299 - 306 (1978).

Schinz, R.H.: Structural specialisation in the dorsal retina
of the bee, *Apis mellifera*. Cell Tiss. Res. 162 ,
23 - 34 (1975).

Schnetter, B.: Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im
Bereich von Vier- und Sechsstrahlsternen. Z. vergl.
Physiol. 59 , 90 - 109 (1968).

Sherk, T.E.: Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). IV. Development of the adult compound eyes. J. Exp. Zool. 203 , 183 - 200 (1978c).

Siegel, S.: Nonparametric statistics for the behavioural sciences. McGraw-Hill Book Company New York, St. Louis, San Francisco, Toronto, London, Sydney (1956).

Sokal, R.R. and F.J. Rohlf: Introduction to biostatistics. W.H. Freeman and Company San Francisco (1973).

Sommer, E.W.: Untersuchungen zur topographischen Anatomie der Retina und zur Sehfeldtopologie im Auge der Honigbiene, *Apis mellifera* (Hymenoptera). Dissertation Universität Zürich (1979).

Steinmann, E.: Ueber die Nahorientierung der Einsiedlerbienen, *Osmia bicornis* L. und *Osmia cornuta* Latr. (Hymenoptera, Apoidea). Mitt. Entm. Ges. 46 , 119 - 122 (1973).

Via, S.E.: Visually mediated snapping in the bulldog ant: a perceptual ambiguity between size and distance. J. comp. Physiol. 121 , 33 - 51 (1977).

Waerden, B.L. van der: Mathematische Statistik. Springer Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg (1957).

Wallace, G.K.: Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal. J. exp. Biol. 36 , 512 - 525 (1959).

Wallis, W.A. und H.V. Roberts: Methoden der Statistik. Rudolf Haufe Verlag Freiburg (1969).

Wehner, R.: Pattern recognition in bees. *Nature* 215 ,
1244 - 1248 (1967).

Wehner, R.: Die Bedeutung der Streifenbreite für die optische
Winkelmessung der Biene (*Apis mellifica*). *Z. vergl.*
Physiol. 58 , 322 - 343 (1968).

Wehner, R.: Der Mechanismus der optischen Winkelmessung bei
der Biene (*Apis mellifica*). *Zool. Anz. Suppl.* 33 ,
586 - 592 (1969).

Wehner, R.: The generalisation of directional visual stimuli
in the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Insect Physiol.* 17 ,
1579 - 1591 (1971).

Wehner, R.: Pattern modulation and pattern detection in
the visual system of hymenoptera. In: *Information
Processing in the Visual Systems of Arthropods*. Ed.
R. Wehner, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New
York, pp. 183 - 194 (1972a).

Wehner, R.: Dorsoventral asymmetry in the visual field of
the bee (*Apis mellifera*). *J. comp. Physiol.* 77 ,
256 - 277 (1972b).

Wehner, R.: Das Koordinatensystem des Sehfelds bei Arthropoden.
Fortschritte der Zoologie 21/2-3 , 258 - 293 (1973).

Wehner, R.: Pattern recognition. In: *The Compound Eye and
Vision of Insects*. Ed. G.A. Horridge, Oxford, 75 - 113
(1975).

Wehner, R.: Structure and function of the peripheral visual
pathway in Hymenopterans. In: *Neural Principles in Vision*,
by F. Zettler and R. Weiler (eds.). Springer Verlag Berlin,
Heidelberg, New York, 280 - 333 (1976a).

- Wehner, R.: Mustererkennung bei Insekten: Lokalisation und Identifikation visueller Objekte. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 19 - 41, Gustav Fischer Verlag Stuttgart (1979).
- Wehner, R.: Spatial Vision in Arthropods. Handbook of Sensory Physiology. Erscheint demnächst im Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1980).
- Wehner, R. und M. Lindauer: Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene. I. Winkelunterscheidung an vertikal orientierten Streifenmustern. Z. vergl. Physiol. 52 , 290 - 324 (1966).
- Wehner, R. und J. Ott: Ein Verrechnungsmechanismus beim Formensehen der Biene (*Apis mellifera*). Rev. Suisse Zool. 79 , 843 - 860 (1972).
- Wehner, R., G.D. Bernard and E. Geiger: Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarisation detection in the bee. J. comp. Physiol. 104 , 225 - 245 (1975).
- Wehner, R. and E. Horn: The effect of object distance on pattern preference in the walking fly (*Drosophila melanogaster*). Experientia 31 , 641 - 643 (1975).
- Wehner, R. and I. Flatt: Visual fixation in freely flying bees. Z. Naturforsch. 32c , 469 - 471 (1977).
- Wehner, R. und F. Rüber: Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). Experientia 35 , 1569 - 1571 (1979).
- Weizsäcker, E.V. von: Dressurversuche zum Formensehen der Bienen, insbesondere unter wechselnden Helligkeitsbedingungen. Z. vergl. Physiol. 69 , 296 - 310 (1970).

Wolf, E.: Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten. Z. vergl. Physiol. 20 , 151 - 161 (1933).

Wolf, E.: Der Einfluss von intermittierender Reizung auf die optischen Reaktionen von Insekten. Naturwissenschaften 23 , 369 - 371 (1935).

Zerrahn, G.: Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 20 , 117 - 150 (1933).

CURRICULUM VITAE

Miriam Lehrer

- Geboren am 29. Oktober 1933 in Lodz, Polen, als Tochter des Benjamin Rosenbaum, Hochbau-Ingenieur, und seiner Gattin Fela Rosenbaum, geborene Hammer.
- Aufgewachsen in Israel (bis 1948 Palästina). Primarschule und Gymnasium wurden in Tel-Aviv besucht, die Maturitätsprüfung (biologische Richtung) wurde 1951 abgelegt. Anschliessend erfolgte Aufnahme in die akademische Truppe der israelischen Armee und Absolvierung der Rekrutenschule. Gleichzeitig Immatrikulation an der Hebräischen Universität Jerusalem nach bestandenen Konkursprüfungen für die Fachrichtung Bakteriologie.
- Studium an der Hebräischen Universität Jerusalem 1951 - 1952 mit Hauptfach Bakteriologie. Gleichzeitig wurde die Offiziersschule im Rahmen der Akademischen Truppe absolviert.
- Verheiratung am 9. Juli 1952 mit Bernard Lehrer, Schweizer Staatsangehöriger, und Umzug nach Zürich.
- 1952 - 1972 ein Leben für die Familie.
Kinder:
Daniel, geboren am 14. Dezember 1953
Wanda Rachel, geboren am 2. Juni 1958
- Ehescheidung am 28. Juni 1972, anschliessend
- Immatrikulation an der Universität Zürich, Philosophische Fakultät II, mit Hauptfach Zoologie. Studiumbeginn Wintersemester 1972/73.
- Diplom erlangt im Februar 1977. Diplomarbeit "Die Unterscheidung räumlicher Frequenzen beim Formensehen der Honigbiene (*Apis mellifera*)" wurde unter der Leitung von Prof. Dr. Rüdiger Wehner ausgeführt.
- Anstellung als Assistentin am Zoologischen Institut der Universität Zürich ab 1. Oktober 1979,
- Dissertation ausgeführt unter der Leitung von Prof. Dr. Rüdiger Wehner 1977 - 1980.

Dozenten, deren Vorlesungen, Uebungen und Praktika
besucht wurden:

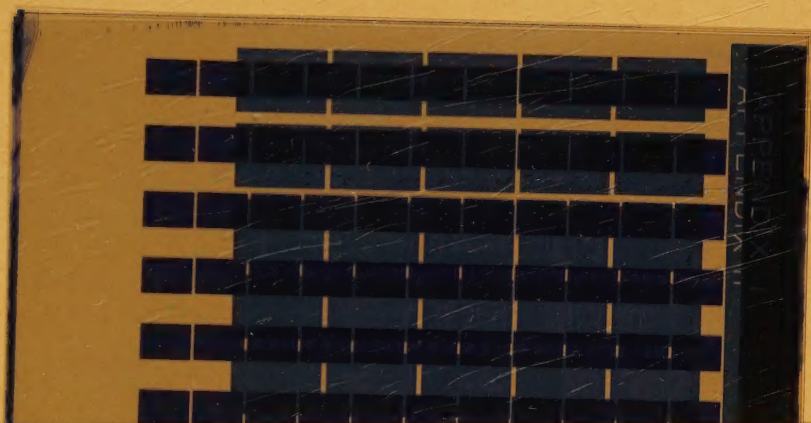
An der Hebräischen Universität Jerusalem:

S.Amitzur, M.Avimelech, J.Ben-Thur, E.Bobtsalski,
G.Haas, D.Jemmer, B.Kyrson, S.Samburski, K.Reich,

An der Philosophischen Fakultät der Universität Zürich:

R.Bachofen, E.Batschelet, J.Biegert, H.Burla,
P.S.Chen, C.Claude, C.D.K.Cook, W.Egger, P.Endress,
C.H.Eugster, D.Glaser, H.J.Hansen, H.R.Hohl,
R.Hunsperger, E.Jungen-Hauschtek, H.Jungen,
C.U.Kramer, St.Kubik, E.Kuhn-Schnyder, H.Kummer,
B.Nievergelt, R.Nötiger, H.B.Oswalt, D.Rast,
H.Rieber, O.Rohweder, H.Schaeppi, W.Scheffrahn,
H.Schmid, V.Schmid, P.Tardent, H.Wanner, R.Weher,
V.Ziswiler.

Allen sei herzlichst gedankt



APPENDIX I

APPENDIX II

